

И. Ю. ПАВЛОВ
Д. В. ВАХНЕНКО
Д. В. МОСКВИЧЕВ

БИОЛОГИЯ

ПОСОБИЕ - РЕПЕТИТОР
для поступающих в вузы



*И. Ю. Павлов, Д. В. Вахненко,
Д. В. Москвичев*

БИОЛОГИЯ

**Пособие-репетитор
для поступающих в вузы**

Издание восьмое

РОСТОВ-НА-ДОНУ

ФЕНИКС
2005

Рецензенты:

канд. биол. наук, зав. кафедрой ботаники РГУ *Паршин В. Г.*,
доктор биол. наук *Сунцова Н. В.*, канд. биол. наук *Русанов В. А.*

Рекомендовано Южным отделением Российской академии образования в качестве учебного пособия для средних общих и профессиональных учебных заведений

Павлов И. Ю., Вахненко Д. В., Москвичев Д. В.

П 62. Биология. Пособие-репетитор для поступающих в вузы / И.Ю. Павлов, Д.В. Вахненко, Д.В. Москвичев. Изд. 8-е. Ростов н/Д: Феникс, — 2005. — 608 с. (Учебники Феникса.)

Настоящее издание пособия соответствует государственному образовательному стандарту по биологии и программе для поступающих в высшие учебные заведения. Книга содержит большое количество дополнительного материала, тестовые задания, вопросы для самоконтроля, задачи. Может использоваться абитуриентами, поступающими во все учебные заведения биологического профиля: на биологические и психологические факультеты университетов, в медицинские вузы, сельскохозяйственные и ветеринарные институты.

ББК 28я729

ISBN 5-222-05901-4

© Павлов И. Ю., Вахненко Д. В.,
Москвичев Д. В., 2005

© Оформление, «Феникс», 2005

От авторов

Настоящее пособие предназначено для абитуриентов. Для успешной сдачи экзамена по биологии абитуриенту необходимо владеть определенными теоретическими знаниями, практическими навыками, уметь отвечать на вопросы, целью которых является выяснение того, насколько хорошо он разбирается в предмете.

Создание целостного впечатления о биологии, взаимосвязях ее отдельных дисциплин, выработка у читателя биологического мышления — вот те задачи, которые ставили перед собой авторы.

В книге содержится значительное количество дополнительного материала, расширяющего представление о биологической науке. Поэтому она может быть полезна для преподавателей средних учебных заведений, учащихся колледжей, лицеев, гимназий с углубленным изучением биологии, а также для всех интересующихся этой дисциплиной.

При написании пособия были широко использованы учебники и учебные пособия для вузов, специальная литература отечественных и зарубежных авторов, различного рода словари и справочники, научно-популярные книги.

С учетом многочисленных пожеланий педагогов, преподавателей биологии на подготовительных отделениях медицинских и биологических вузов, в настоящем переработанном четвертом издании упрощена структура книги (теперь она состоит из 3-х разделов), расширены и дополнены главы «Вирусы, бактерии, грибы, растения», «Человек», «Химический состав живых организмов. Метаболизм». Кроме того, добавлена методическая часть, в частности, после каждой главы помещены вопросы для самоконтроля, а в конце книги — тестовые задания и задачи.

Настоящее издание соответствует государственному образовательному стандарту по биологии и программе для поступающих в высшие учебные заведения.

Авторы надеются, что новая структура книги, дополнения, контрольные вопросы и задания сделают ее еще более интересной, доступной и полезной для абитуриентов биологических, медицинских, психологических, ветеринарных, сельскохозяйственных и других факультетов вузов и для всех лиц, изучающих биологию.

Раздел 1

Общая биология

Глава 1. Введение в биологию

1.1. Предмет и задачи биологии

Биологией называется наука, занимающаяся изучением жизни во всех ее проявлениях, а также свойств живого вообще. Название это образуется из двух греческих слов: «био» — жизнь и «логос» — знание, учение, наука.

Из определения видно, что понятие это в известной мере абстрактное. С одной стороны, перед нами сразу же возникает огромное количество вопросов и главные из них: «Что такое жизнь?» и «Что такое живое?». Привести же простое, четкое определение жизни как реально существующего явления ни биологи, ни философы не в состоянии. Возможно лишь выделить отдельные черты, признаки или критерии, на основании которых мы можем *отделить* живое от неживого.

С другой стороны, как известно, любая наука имеет собственный предмет изучения, методы, задачи и цели. Однако многообразие живой природы так велико, что правильнее говорить о биологии как о *комплексе наук*, значительно отличающихся одна от другой. При этом все они непосредственно связаны с изучением живого,

поэтому и объединяются в единую систему биологических наук. В рамках этой системы группы дисциплин можно разделить по различным направлениям исследований, а именно по изучению:

систематических групп;

различных уровней организации живой материи;

структуры свойств и проявлений индивидуальной жизни;

структуры, свойств и проявлений коллективной жизни и сообществ живых организмов;

практического использования биологического знания;

по методам исследований и связям с другими науками.

Биологией систематических групп занимаются: вирусология — наука о вирусах; микробиология — наука, занимающаяся изучением микроорганизмов; микология — наука о грибах; ботаника (или фитология) — наука о растениях; зоология — наука о животных; антропология — наука о человеке.

При этом каждая из дисциплин делится на ряд более узких направлений, в зависимости от объекта исследований. Например, зоология объединяет такие науки, как: протозоология — наука о простейших (одноклеточных) животных, малакология — наука о моллюсках, энтомология — наука о насекомых, териология — наука о млекопитающих, и др. В ботанике выделяются: альгология — наука о водорослях, лихнеология — наука о лишайниках, бриология — наука о мхах, и др.

Кроме того, в зоологии и ботанике выделяются науки, изучающие отдельные стороны жизни животных и растений, — их строение (морфология, анатомия, гистология), развитие (эмбриология, эволюция и филогения), жизнедеятельность (физиология и биохимия животных и растений), распространение (зоогеография и фитогеография).

Разные уровни организации живого изучают: молекулярная биология — наука, исследующая общие свойства и проявления жизни на молекулярном уровне.

не, цитология — наука о клетках, гистология — наука о тканях.

По структуре, свойствам и проявлениям жизни отдельных организмов следует различать: анатомию — науку о внутреннем строении, морфологию (в узком смысле) — науку о внешнем строении, физиологию — науку о жизнедеятельности целостного организма и его частей, генетику — науку о законах наследственности и изменчивости организмов и методах управления ими.

Отдельно можно выделить науки о развитии живой материи. Сюда обычно относят биологию индивидуального развития организмов, включающую эмбриологию (наука о предзародышевом развитии, оплодотворении, зародышевом и личиночном развитии организмов), а также теорию эволюции или эволюционное учение (комплекс знаний об историческом развитии живой природы).

Изучением коллективной жизни и сообществ живых организмов занимаются: этология — наука о поведении животных, экология (в общем смысле) — наука об отношениях различных организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой. Как самостоятельные разделы экологии рассматривают: биоценологию — науку о сообществах живых организмов, популяционную биологию — отрасль знаний, изучающую структуру и свойства популяций, и др. Биогеография занимается изучением общих вопросов географического распространения живых организмов.

Фактор времени при рассмотрении живого учитывают палеонтология — наука о развитии жизни в прошлые геологические времена и неонтология — наука о развитии жизни в настоящее время.

По методам исследований обычно выделяют биохимию, изучающую входящие в состав организмов химические вещества, их структуру, распределение, превращения и функции; биофизику — науку о физических и физико-химических явлениях в живых организмах. Из биофизики в последнее время выделились как самостоятельные науки биоакустика, биометеорология, биомеханика, биоэнергетика, радиобиология. Планированием

количественных биологических экспериментов и обработкой результатов методами математической статистики занимается биометрия, являющаяся также одним из важнейших разделов биологии.

В зависимости от того, в какой именно области человеческой деятельности используются биологические знания, выделяют такие дисциплины, как биотехнология — совокупность промышленных методов, позволяющих использовать живые организмы и отдельные их части для производства ценных для человека продуктов (аминокислот, белков, витаминов, ферментов, антибиотиков, гормонов и проч.); агробиология — комплекс знаний о возделывании сельскохозяйственных культур. В этой связи следует назвать также животноводство, ветеринарию, фитопатологию, медицинскую биологию, биологию охраны природы.

Естественно, такая классификация биологических наук в значительной степени условна и не дает представления о всем многообразии биологических дисциплин.

Биологические науки теснейшим образом связаны с физикой, химией, математикой, геологией, географией и принадлежат к единому комплексу естественных наук, т. е. наук о природе. Все их объединяет не только предмет изучения — природа, но и методы, которыми пользуются исследователи для выяснения тех или иных закономерностей.

Наиболее общим и важным для биологических исследований является *исторический метод*, позволяющий проанализировать весь ход развития и становления изучаемого объекта. Другим важным и очень распространенным методом в биологии является *наблюдение*. Каждый исследователь должен обладать известным трудолюбием в наблюдении и сборе фактов. Но простое наблюдение без анализа не предоставляет нам нужного количества полезной информации. Метод *эксперимента* позволяет в контролируемых и управляемых условиях изучать явления природы и в этом смысле является очень удобным, а поэтому чрезвычайно распространенным. Исследование каких-либо явлений, процессов или сис-

тем объектов путем построения и изучения моделей их функционирования также широко используется в биологии. По существу, на идее моделирования базируется любой метод, однако неизбежным следствием при этом является упрощение рассматриваемого явления или объекта.

Для чего необходимо изучать биологию? В тексте одной из лекций Томаса Гексли есть такие строки: *«Для человека, не знакомого с естественной историей, пребывание среди природы подобно посещению художественной галереи, где 90% всех удивительных произведений искусства повернуты лицом к стене. Познакомьте его с основами естественной истории — и вы снабдите его путеводителем к этим шедеврам, достойным быть обращенными к жаждущему знания и красоты человеческого взгляду»*. Помимо такой познавательной и эстетической стороны биологические знания имеют и чисто практическое применение во многих областях человеческой деятельности.

Биологические знания активно используются в пищевой промышленности, фармакологии, производстве товаров народного потребления. В сельском хозяйстве важнейшей проблемой является создание высокоурожайных сортов растений и высокопродуктивных пород животных, а также разработка на научной основе наиболее оптимальных условий культивирования растений и содержания скота.

В конце концов и сам человек является живым организмом, поэтому биология является теоретической основой таких наук, как медицина, психология, социология и других.

Как никогда остро сегодня стоят проблемы взаимоотношений человека с окружающей его средой, рационального использования ресурсов и охраны природы. Практика показала, что элементарное незнание законов биологии приводит к тяжелейшим, иногда необратимым последствиям как для самой природы, так и для человека. Настало время, когда мы сами должны решить, сохранить ли нам окружающий нас мир и тем самым вы-

жить, или погибнуть в страшной экологической катастрофе. В будущем, по мере роста численности населения, значение биологии еще более возрастет. Уже сейчас очень актуальными являются проблемы продовольственного обеспечения. То же самое можно сказать о производстве лекарственных препаратов, медицинском обслуживании и проч., так как с ростом численности населения частота возникновения тех или иных заболеваний резко повышается. Воистину, XXI век можно считать веком биологии, а точнее, веком проблем, так или иначе связанных с этой областью знаний.

1.2. Свойства живой материи

Строгого и четкого определения понятия «жизнь» не существует. По этой причине мы не можем с достаточной степенью достоверности говорить о ее природе или происхождении. Однако возможно перечислить и описать те признаки живой материи, которые отличают ее от неживой.

Каждый, не задумываясь, скажет, что бабочка, перепархивающая с цветка на цветок, сами растения, окружающие нас животные и, наконец, человек являются живыми существами, а минералы, скалы, камни — мертвыми телами. Но что именно позволяет нам чисто интуитивно отделять живое от неживого?

Существует несколько принципиально отличающихся друг от друга подходов к решению вопроса, что такое жизнь.

Один из них — это так называемая «механистическая теория жизни». В соответствии с ней при достаточном знании законов физики и химии можно составить четкое представление о том, что такое жизнь, каковы ее природа и происхождение. Более того, исходя из этих знаний, можно синтезировать живой организм из неживой материи.

Согласно теории диалектического материализма, в природе существуют различные уровни движения материи, подчиняющиеся разным законам. Жизнь есть осо-

бая форма движения материи, которая возникает как новое качество на определенном этапе исторического развития. Поэтому она обладает свойствами, отличающими ее от неорганического мира, и ей присущи особые, специфические закономерности, несводимые к физико-химическим законам неживой природы. В познании жизни важно установить именно ее *качественные* отличия от других форм движения материи.

Согласно представлениям, основанным на принципах идеализма, живые и неживые системы различны в самой своей сути. Иными словами, живое отличается от неживого самым «свойством жизни» или «жизненной силой», которая есть нематериальная сверхъестественная субстанция. Этой идее витализма (от лат. *vitalis* — жизнь) придерживались многие ученые, например Г. Дриш, И. Мюллер, Г. Шталь и другие. Еще Аристотель предложил понятие *энтелехии*, означающее осуществление какой-либо возможности бытия, а также движущий фактор этого осуществления, т. е. «жизненную силу». Она и есть то трансцендентное регулирующее начало, которое управляет явлениями жизни.

Кроме того, существует целый ряд синтетических подходов, на которых мы останавливаться не будем.

Для живых организмов (под словом «организм» мы будем понимать любой живой объект) характерен ряд свойств, отличающих их от неживых тел.

1) **ОПРЕДЕЛЕННЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ.** В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в неживые объекты, однако их соотношение различно. Основными биогенными элементами являются Н, С, О, N. Помимо них важны Na, Mg, Cl, P, S, K, Fe, Ca и др. Кроме того, все живые организмы построены из четырех основных групп органических веществ: нуклеиновых кислот, белков, углеводов и липидов (жиров).

2) **КЛЕТОЧНОЕ СТРОЕНИЕ.** Все живые организмы имеют определенную организацию, структурной и функциональной единицей которой для всех организмов (кроме вирусов) является клетка.

3) **ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГОЗАВИСИМОСТЬ.** Организмы представляют собой открытые системы, яв-

ляющиеся устойчивыми лишь при условии непрерывного доступа к ним веществ и энергии извне. При этом живая система постоянно находится в состоянии динамического равновесия.

4) **САМОРЕГУЛЯЦИЯ.** Живые организмы обладают способностью поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность обменных процессов. Недостаток поступления каких-либо питательных веществ мобилизует внутренние ресурсы организма, а избыток вызывает прекращение синтеза этих веществ.

5) **РАЗДРАЖИМОСТЬ И ПСИХИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ.** Раздражимость — способность организма отвечать на определенные внешние воздействия специфическими реакциями. Всякое изменение окружающей организм среды является раздражителем, а реакция организма — проявлением раздражимости. Сочетания раздражитель — реакция могут накапливаться в виде опыта и использоваться в дальнейшей деятельности.

6) **НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ.** Для живых организмов характерна способность передавать признаки и свойства в неизменном виде из поколения в поколение с помощью носителей информации молекул ДНК.

7) **ИЗМЕНЧИВОСТЬ.** Способность организмов приобретать новые признаки и свойства называется изменчивостью. Изменчивость создает разнообразный материал для естественного отбора.

8) **РАЗМНОЖЕНИЕ И РЕПРОДУКЦИЯ.** При размножении организмы воспроизводят себе подобных. Это свойство теснейшим образом связано с явлением наследственности.

9) **ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ (ОНТОГЕНЕЗ).** Новый организм возникает в большинстве случаев в результате слияния половых клеток (гамет) в ходе процессов онтогенеза. Развитие сопровождается ростом. В процессе роста и развития постепенно возникает специфическая структурная организация индивида. Продолжительность жизни особей ограничена процессами старения, приводящими в конечном итоге к смерти.

10) **ЭВОЛЮЦИОННОЕ РАЗВИТИЕ (ФИЛОГЕНЕЗ).** Все живые организмы существуют не только в простран-

стве, но и во времени. Филогенез есть необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся появлением новых видов и прогрессивным усложнением жизни. Все то огромное многообразие живых существ, которое мы наблюдаем на Земле, есть результат эволюции.

11. ЦЕЛОСТНОСТЬ И ДИСКРЕТНОСТЬ живых систем. Это одно из самых важных свойств живой материи. С одной стороны, живая материя целостна, определенным образом организована, подчиняется ряду специальных, только для нее характерных законов. С другой стороны, она дискретна, так как любая биологическая система состоит из обособленных, хотя и тесно взаимосвязанных элементов.

Помимо названных иногда выделяют и чисто физиологические свойства, присущие живому, такие как подвижность, рост, выделение и т. д.

Принцип дискретности лег в основу представлений об уровнях организации живой материи. Уровень организации — это функциональное место биологической структуры определенной степени сложности в общей «системе систем» живого. Обычно выделяют следующие уровни:

1. **Молекулярный** — самый низкий уровень организации живого. Именно на этом уровне в основном проявляются такие процессы жизнедеятельности, как обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации.
2. **Клеточный**. Клетка является элементарной структурной и функциональной единицей живого. Вирусы, будучи неклеточной формой организации живого, проявляют свои свойства как живые организмы только внедрившись в клетки.
3. **Тканевой**. Ткань — совокупность структурно сходных клеток и связанных с ними межклеточных веществ, объединенных выполнением определенных функций.
4. **Органный**. Под органом понимают часть многоклеточного организма, выполняющую определенную функцию или функции.

5. **Организменный**. Организм (этот термин можно применять ко всем живым существам — как одноклеточным, так и многоклеточным), — это реальный носитель жизни, характеризующийся всеми ее свойствами. Он происходит от одного зачатка (зиготы, споры, части другого организма) и индивидуально подвержен действию эволюционных и экологических факторов. Процесс формирования организма состоит из дифференцировки его структур (органелл — если это одноклеточный организм; клеток, тканей, органов) в соответствии с выполняемыми ими функциями. Очень удобно использовать этот уровень при рассмотрении взаимодействия живого существа с окружающей его средой.
6. **Популяционно-видовой**. Популяция представляет собой систему надорганизменного порядка. Под этим понимают совокупность всех особей одного вида, образующих обособленную генетическую систему и населяющих пространство с относительно однородными условиями обитания. Популяция обычно имеет сложную структуру и является элементарной единицей эволюции. Вид — это генетически стабильная система, совокупность популяций, особи которых способны в природных условиях к скрещиванию с образованием плодового потомства и занимают определенную область географического пространства (ареал).
7. **Биоценотический**. Биоценоз — совокупность организмов разных видов различной сложности организации, обитающих на какой-то определенной территории. Если в такой территориальной системе учитываются и факторы среды обитания, т. е. неживой компонент, то говорят о биогеоценозе.
8. **Биосферный** — это самый высокий уровень организации. В данном случае обычно рассматривают все живые организмы и области их существования в планетарном масштабе. Биосфера — это оболочка Земли, которую населяют или когда-либо населяли живые организмы (к ней относятся части атмосферы).

ры, литосферы и гидросферы, каким-либо образом связанные с деятельностью живых существ).

На основании знания свойств живого и принципа иерархической организации некоторые исследователи пытаются дать определение понятия «жизнь». Так, например, К. Гробштейн предлагает такую формулировку: «Жизнь — это макромолекулярная система, для которой характерна определенная иерархическая организация, а также способность к воспроизведению, обмен веществ, тщательно регулируемый поток энергии, — являет собой распространяющийся центр упорядоченности в менее упорядоченной Вселенной». Российский математик А. А. Ляпунов характеризует жизнь как высокоустойчивое состояние вещества, использующее для выработки сохраняющих реакций информацию, кодируемую состояниями отдельных молекул.

Большое внимание проблеме определения понятия жизни и вопросу о критериях, свойствах живого уделяли такие ученые, как Э. Шредингер, А. Н. Колмогоров, Н. С. Шкловский, К. Саган, И. Пригожин. Однако четкого, ясного, всеми (или хотя бы большинством специалистов) принятого определения так и не существует.

1.3. Происхождение жизни

Нет единого мнения среди ученых и по вопросу о происхождении жизни. Существует несколько гипотез, из которых мы рассмотрим следующие:

1. *Креационизм* — согласно этой идее жизнь была создана Творцом;
2. *Гипотеза стационарного состояния* — ее сторонники считают, что жизнь, как и сама Вселенная, существовала всегда и будет существовать вечно, ибо не имеющее начала не имеет и конца;
3. *Гипотеза самозарождения живого из неживого и биохимической эволюции*.

Хотелось бы заметить, что большая часть соображений, на которых основываются приверженцы тех или иных взглядов, умозрительны, так как прямыми дока-

зательствами сторонники ни одной из гипотез не располагают.

КРЕАЦИОНИЗМ. О проблеме возникновения жизни люди задумывались с самых давних времен. В легендах и мифах народов мира представлены самые различные взгляды на этот счет. С момента появления и распространения монотеистических религий высказывалось представление о том, что все сущее во Вселенной, в том числе жизнь, было создано единой Силой, Творцом в результате акта сверхъестественного творения в прошлом.

Религия, рассматривая вопрос происхождения жизни, ищет ответ главным образом на вопросы «почему?» и «для чего?», а не на вопрос «каким образом?». Кроме того, ученый в своих поисках обычно использует наблюдение, эксперимент и моделирование, богослов же постигает истину через веру. Французский теолог и философ Эдуард Шюре писал: «Религия отвечает на запросы сердца, отсюда ее магическая сила, наука — на запросы ума, отсюда ее непреодолимая мощь. Но прошло уже много времени с тех пор, как эти две силы перестали понимать друг друга». Ни доказать, ни опровергнуть креационистическую концепцию в настоящее время невозможно.

ГИПОТЕЗА СТАЦИОНАРНОГО СОСТОЯНИЯ. Согласно этой гипотезе, жизнь, как и сама Вселенная, существует вечно, не имея начала и конца. Вместе с тем отдельные тела и образования — галактики, звезды, планеты, организмы — возникают, рождаются и погибают, т. е. их существование во времени ограничено. Возникнув, любой объект проходит определенный цикл своего развития. После образования нашей планеты, по мере остывания вещества, на ней сложились условия, благоприятные для развития жизни, которая была занесена из окружающего мирового пространства. Эта идея о возможном «заносе» на Землю жизни из космоса называется концепцией панспермии. По мнению ее приверженцев, в мировом пространстве, наряду с неживыми телами (метеоритами, астероидами, пылью и т. д.) присутствуют и зачатки живых организмов в виде спор, вирусных частиц или чего-либо подобного. Попадая в

благоприятные условия, эти зачатки развиваются в различные, зависящие от специфики окружающей среды, формы живых существ. Идеи «вечности и безначальности» жизни придерживались многие ученые, среди них С. П. Костычев, В. И. Вернадский. По словам индийского ученого Ч. Викрамасингхе: *«Жизнь на Земле произошла, как нам представляется, от всепроникающей общегалактической живой системы»*.

В последнее время получила распространение такая отрасль биологических знаний, как экзобиология, занимающаяся, в частности, рассмотрением вопроса о возможности переноса жизни с других планет на Землю. При изучении метеоритного и кометного вещества были обнаружены некоторые предшественники органических веществ, например, цианогены, синильная кислота, аммиак.

Гипотеза САМОЗАРОЖДЕНИЯ живого из неживой материи и БИОХИМИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ. Идеи о самозарождении живого не новы и высказывались еще со времен античности. В некоторых мифах и легендах высказывалась мысль о зарождении первых живых организмов из грязи и ила. Приверженцами такой идеи были, в частности, древнегреческие философы милетской школы (8—6 в. до н. э.). Фалес создал стихийно-материалистическое мировоззрение с элементами диалектики. Согласно его представлениям, возникновение живых существ из воды произошло без какого-либо вмешательства духовных сил: жизнь — это свойство материи. Демокрит в своей системе материалистической философии утверждал, что *«атомы, сплетаясь, образуют различные вещества, а также растения и животных не беспричинно, а на каком-нибудь основании и в силу необходимости»*. Особенно распространено было представление Аристотеля о самозарождении личинок многих организмов (в частности, мух) в гниющем мясе.

Такие идеи просуществовали еще очень долго, и только в 1668 г. Франческо Реди опроверг их, доказав, что белые черви, появляющиеся в мясе, являются личинками мух; и что если мясо закрыть и предотвратить доступ мух, то оно хотя и сгниет, но не «произведет» червей.

Еще раньше Уильям Гарвей провозгласил принцип: *«Всякое животное — из яйца»*.

В 1862 г. Луи Пастер доказывает, что внезапное появление микроорганизмов в различных гниющих настоях и бульонах не есть возникновение или самозарождение жизни. Гниение и разложение — результат деятельности микроорганизмов, попавших на данные питательные среды извне. Известное утверждение *«живое — от живого»*, называемое принципом Реди, по отношению к ныне живущим организмам в настоящее время не подвергается сомнению. Но как же возникли самые первые живые существа?

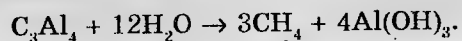
По представлениям, высказанным в 1924 г. А. И. Опариным, а затем в 1929 г. Дж. Холдейном, жизнь, а точнее, живое возникло из неживой материи на Земле в результате химической эволюции — сложных химических преобразований молекул, их полимеризации, возникновения более сложных, надмолекулярных агрегатов и т. д. Считается, что этому событию благоприятствовали следующие условия:

1. Первоначальное отсутствие жизни до момента ее возникновения (теперь, когда жизнь на Земле уже существует, она не может возникнуть на ней вновь, по крайней мере таким же образом, как появилась ранее).
2. Единая химическая основа — жизнь развивается на этой основе, отражающей количественные и качественные особенности отдельных химических элементов.
3. Определенная масса планеты (если бы она была больше, чем $1/20$ массы Солнца, на ней бы начали протекать интенсивные ядерные реакции, что повысило бы ее температуру; если бы Земля, напротив, обладала слишком малой массой, из-за слабого гравитационного поля она не смогла бы удержать атмосферу).
4. Наличие в атмосфере соединений, обладающих восстановительными свойствами.
5. Наличие воды, свойства которой играют огромное значение для всего живого.

6. Совокупность физических факторов — относительно высокой температуры, мощных электрических разрядов, высокого уровня ультрафиолетового излучения.

В 1953 г. Стенли Миллер провел ставший классическим эксперимент. В особой установке ученый моделировал условия, которые, по его мнению, существовали на Земле около 4—4,5 млрд лет назад, т. е. к моменту возникновения жизни. Смесь газов CH_4 , NH_3 , H_2 , а также H_2O без доступа O_2 подвергались действию электрических разрядов, при этом происходило образование сахаров, аминокислот и ряда других органических соединений. Таким образом была доказана принципиальная возможность неорганического пути образования биогенных органических соединений (но не живых организмов!). В дальнейшем удалось синтезировать протеиноиды, близкие по составу к белкам, а также аденозинтрифосфаты, липиды, полимерные структуры.

Эти опыты экспериментально подтвердили идеи, высказанные А. И. Опариным в 1924 г. Он полагал, что органические вещества могли создаваться в первичном океане из простых неорганических соединений. На эту мысль его натолкнула теория карбидного происхождения нефти Д. И. Менделеева, показывающая, в частности, возможность происхождения метана в результате действия пара на карбиды металлов:



Опарин полагал, что в результате абиотического синтеза в океанах постепенно накапливались органические вещества и образовывался так называемый «первичный бульон». Он считал, что некоторые органические молекулы (в частности молекулы белков) благодаря амфотерным свойствам могут создавать вокруг себя гидратную оболочку и образовывать гидрофильные комплексы. При этом отдельные комплексы ассоциируются друг с другом, что приводит к расслоению первично гомогенной (например, водно-белковой) массы и образованию капель коацерватов, способных поглощать и избирательно накапливать различные соединения.

Химический состав коацерватов определялся главным образом составом среды и характером условий их формирования. Различия в химическом составе, величине, свойствах этих образований явились основой для действия предбиологического отбора. На границе между коацерватами и внешней средой встраивались молекулы липидов и образовывались мембраноподобные структуры, обеспечивающие стабильность возникших комплексов. По мере роста и фрагментации, а также ассоциации коацерватов, по мнению Опарина, могли возникнуть первые клетки. Одной из важнейших ступеней предбиологической эволюции, согласно этой теории, являлось объединение способности к самовоспроизведению полинуклеотидов с каталитической активностью полипептидов.

Как полагают специалисты, первые организмы были гетеротрофными, т. е. поглощали уже готовые органические вещества из «первичного бульона». Возрастание численности организмов с течением времени привело к истощению запасов питательных веществ в окружающей среде, что способствовало возникновению автотрофности (способности к синтезу необходимых органических веществ из неорганических, используя в качестве источника энергии либо солнечный свет, либо энергию химических связей).

С точки зрения теории вероятности, вероятность синтеза сверхсложных биомолекул при условии случайных соединений их составных частей крайне низка. С. П. Костычев писал: «Если бы я предложил читателю обсудить, насколько велика вероятность того, что среди неорганической материи путем каких-нибудь естественных процессов случайно образовалась большая фабрика — с топками, трубами, котлами, машинами и т. п., то такое предложение в лучшем случае произвело бы впечатление неуместной шутки. Однако простейший микроорганизм устроен сложнее всякой фабрики: значит, его случайное возникновение еще менее вероятно». Тем не менее идея возможности спонтанного возникновения сложных упорядоченных структур в результате процессов самоорганизации, несмотря на то, что не является очевидной, находит все больше сторонников, осо-

бенно в рядах физиков. Однако речь при этом идет уже не о случайности, а о закономерности.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов: биология, жизнь, живое, уровень организации, дискретность, целостность, панспермия, креационизм, самозарождение, первичный бульон, биохимическая эволюция, коацерват.

Дайте ответы на вопросы:

1. Чем занимается биология, какие дисциплины входят в ее состав? Взаимосвязь биологии с другими науками.
2. Почему необходимо изучать биологию?
3. Назовите основные подходы к решению вопроса о природе живого.
4. Каковы основные свойства живого?
5. Что такое уровень организации живого? Назовите основные уровни.
6. Существует ли общепризнанное определение понятия «жизнь»?
7. Каковы основные положения креационизма?
8. Гипотеза стационарного состояния. Панспермия.
9. В чем сущность гипотезы самозарождения живого? Почему в настоящее время невозможно самозарождение жизни?
10. Какие условия, по мнению А. И. Опарина и Дж. Холдейна, благоприятствовали зарождению живого в прошлом?
11. В чем сущность опытов С. Миллера и доказывают ли они гипотезу А. И. Опарина?
12. Что представлял собой «первичный бульон»? Как возникли коацерваты?
13. Как появились первые клетки?
14. Назовите основные недостатки гипотезы Опарина—Холдейна.
15. Возможно ли на современном этапе развития науки решить проблему происхождения жизни?

Глава 2. Химический состав живых организмов. Метаболизм

В первую очередь необходимо заметить, что на уровне изучения химического состава и строения мы не в состоянии дать ответ на вопрос, является или нет изучаемый объект живым. Однако существует ряд особенностей, отличающих химию живых существ. Наиболее существенной из них является тот факт, что молекулы органических веществ, из которых построены организмы, имеют углеродные «скелеты» — произвольной длины последовательности ковалентно соединенных между собой атомов углерода.

Изучение состава, структуры и свойств химических соединений живых организмов, их превращения в процессах жизнедеятельности является предметом самостоятельной биологической науки — биохимии. Главным методом биохимических исследований служит практический эксперимент. В зависимости от того, какую именно информацию необходимо получить, биохимики используют различные химические, физические, иммунологические, математические и прочие методы. В настоящее время биохимия представляет собой комплекс наук, исследующих различные аспекты молекулярных основ жизнедеятельности живых организмов. Вместе с другими науками биохимию включают в единый раздел наук — физико-химическую биологию.

2.1. Элементный состав

Нельзя со всей определенностью сказать, какие элементы периодической системы Менделеева не встречаются в живых организмах. Тем не менее выделяют ряд элементов (порядка 20), которые содержатся в большин-

стве живых существ. По относительному содержанию элементы принято делить на 3 группы:

- ♦ основные (или биогенные) H, O, C, N (составляют основную часть процентного состава живых организмов);
- ♦ макроэлементы — Ca, Cl, K, S, P, Mg, Na, Fe (их содержание в клетке составляет десятые и сотые доли %);
- ♦ микроэлементы — Mn, Co, Zn, Cu, I (их доля в клетке составляет < 0,01%).

Процентное содержание в организме того или иного элемента никоим образом не говорит нам о его важности и степени необходимости. Так, многие микроэлементы входят в состав различных биологически активных соединений — ферментов, витаминов (Co в состав витамина B₁₂), гормонов (I — в тироксин); влияют на рост и развитие животных и растений (Zn, Mn, Cu), кроветворение (Fe, Cu), процессы тканевого дыхания (Cu, Zn) и т. д.

Сами по себе элементы в чистом виде крайне редко играют значимую роль в строении и жизнедеятельности организмов. Главная роль элементов — они образуют молекулы, из которых состоит живое вещество. Все вещества разделяют на неорганические и органические. Из первых для биологии важнейшее значение имеют вода и минеральные соли. Биоорганические вещества разделяют на 4 класса: липиды (жиры), углеводы (сахариды), белки (протеины) и нуклеиновые кислоты.

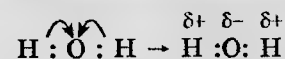
2.2. Неорганические вещества

2.2.1. Вода

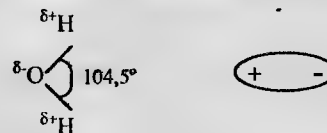
Для живых существ вода является исключительно важным веществом. Помимо того, что она входит в их состав, для многих организмов это еще и среда обитания. Уникальность свойств и столь широкое «использование» воды живой материей обусловлены особенностями ее строения.

По своей электроотрицательности (способности присоединять электроны) кислород уступает только фтору,

самому активному неметаллу. Электроотрицательность же водорода достаточно низка. Как следствие, в молекуле воды общая электронная пара, образующая ковалентную связь между атомом кислорода и каждым атомом водорода, оттягивается к атому кислорода. В результате этого он приобретает частично отрицательный заряд, а атомы водорода — частично положительные заряды:



Угол между связями O—H в молекуле воды составляет 104,5°. Таким образом, атомы водорода и кислорода в ней не лежат на одной прямой. Благодаря этому молекула воды представляет собой *диполь*, в котором на одном полюсе находится отрицательный заряд (атом кислорода), а на другом — положительный (атомы водорода).



Молекула воды

Диполь воды

да). Поскольку диполи воды несут заряды, при их взаимодействии друг с другом и другими полярными молекулами важную роль играют силы электростатического (кулоновского) взаимодействия. Это приводит к тому, что атомы, имеющие противоположные заряды, притягиваются и между ними устанавливается *нековалентная связь*, называемая *водородной* (вообще, такая связь может образовываться и между атомами водорода и азота, водорода и хлора, т. е. между водородом и любым сильно отрицательным атомом).

Водородная связь гораздо слабее любой ковалентной, но за счет большого количества (а каждая молекула воды способна взаимодействовать с 4 другими молекулами воды) эти связи существенно влияют на физические свойства воды. Столь высокие $t_{\text{кип}}$ и $t_{\text{пл}}$, а также большие теплоемкость и теплота парообразования объясняются тем, что большая часть подводимого при нагревании тепла

расходуется не на приращение внутренней энергии молекул воды, а на разрыв водородных связей между ними.

Функции воды в организме

1 *Вода — растворитель.* Полярность молекул воды делает ее прекрасным растворителем для других полярных соединений. Вещества, растворяющиеся в воде, называются *гидрофильными*, не растворяющиеся — *гидрофобными*. К первым относятся сахара, спирты, альдегиды, аминокислоты, азотистые основания; ко вторым — жирные кислоты, холестерин и некоторые другие. Промежуточное положение занимают *амфипатические* соединения, например липиды, содержащие как гидрофобные (углеводородная цепь жирной кислоты), так и гидрофильные (атомы кислорода сложноэфирной группировки, образующие связь между глицерином и жирной кислотой) группы.

Транспортная функция. Передвижение по организму воды с растворенными в ней веществами позволяет переносить последние, доставляя их к различным частям организма (кровь у животных и флоэмный и ксилемный сок у растений). Вода принимает участие в удалении ненужных продуктов из организма.

Вода — термостабилизатор и терморегулятор. Высокая теплоемкость воды позволяет ей смягчать влияние на организм значительных перепадов температуры в окружающей среде. Кроме того, у воды высокая теплопроводность, что позволяет организму поддерживать одинаковую температуру во всем его объеме.

Способность молекул воды при испарении уносить с собой значительные количества тепла (высокая теплота испарения), охлаждая организм, используется при потоотделении у млекопитающих, тепловой одышке у крокодилов и транспирации у растений, предотвращая перегрев.

Вода — реагент. Вода служит не только средой протекания химических реакций, но и участвует во многих из них. Так, образование биополимеров из мономеров сопровождается образованием молекул воды, а расщепление полимеров (гидролиз) — ее затратой. В процессе фотосинтеза H_2O служит источником водорода.

Структурная функция. Цитоплазма клеток содержит от 60 до 95% воды, и именно она придает клеткам их нормальную форму. У растений вода определяет тургорность клеток, а у некоторых животных выполняет опорные функции, являясь гидростатическим скелетом (иглокожие, круглые черви и др.).

2.2.2. Минеральные соли

Минеральные соли в водном растворе клетки диссоциируют на катионы и анионы; некоторые из них могут включаться в комплексы с различными веществами (например, остатки фосфорной кислоты могут входить в состав фосфолипидов). Наибольшее значение имеют катионы K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и анионы Cl^- , SO_4^{2-} , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HCO_3^- . Причем, существенным является не только содержание, но и соотношение отдельных ионов в клетке. Так, в клетке поддерживается высокая концентрация K^+ и низкая Na^+ . В окружающей клетку среде (межклеточная жидкость, кровь, морская вода) содержание этих ионов обратное: мало K^+ и много Na^+ . Ниже перечислены некоторые важные биологические функции элементов минерального питания:

- ◆ сохранение кислотно-щелочного равновесия;
- ◆ создание буферных свойств цитоплазмы;
- ◆ активация ферментов;
- ◆ участие в создании мембранных потенциалов клеток;
- ◆ создание осмотического давления в клетке;
- ◆ образование внутреннего и наружного скелета (раковины моллюсков).

2.3. Органические вещества

2.3.1. Липиды

Липиды — это жироподобные органические соединения, нерастворимые в воде. В химическом отношении большинство липидов представляет собой сложные эфиры жирных кислот и ряда спиртов. Сложноэфирная связь

возникает между -COOH группой жирной кислоты и -OH группой спирта.

Жирные кислоты

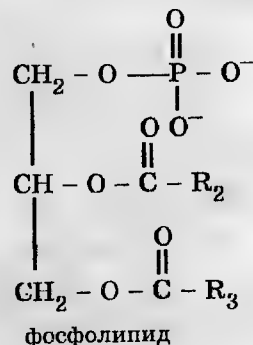
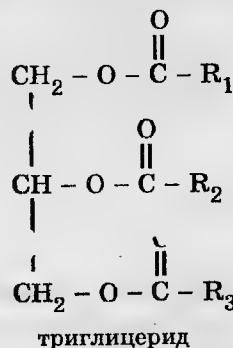
В природных липидах обычно встречаются высшие жирные кислоты (карбоновые кислоты с длинной углеводородной цепью $C_{12}-C_{20}$). Они могут быть как насыщенными (не содержащими в углеродном скелете двойных связей), так и ненасыщенными (с двойными связями $-C=C-$). Наиболее часто в составе липидов встречаются пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая, линоленовая кислоты (C_{16} , C_{18}). Примечательно, что у животных в состав липидов мембран входят жирные кислоты с четным числом атомов углерода в цепи.

Спирты

В построении липидов обычно участвует трехатомный спирт *глицерин*, либо *сфингозин* — сложный спирт, содержащий длинный углеводородный «хвост», две -OH и одну $-NH_2$ группы. Иногда в состав липидов входят и другие спирты, например, этиленгликоль, пропандиол.

Строение липидов

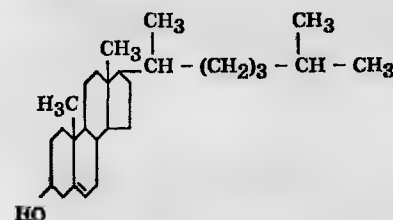
В липидах жирные кислоты соединяются с молекулой спирта посредством сложноэфирных связей. Таково строение, например, *глицеридов* — липидов, построенных на основе глицерина:



Если в состав липида входит остаток фосфорной кислоты, то такое соединение называется *фосфолипидом* (например, фосфатидилхолин). Сфинголипиды (построенные на основе спирта сфингозина) также могут содержать фосфат, являясь таким образом фосфолипидами (например, сфингомиелин).

Воска — сложные эфиры высших жирных кислот и одноатомных (с одной -OH группой) высокомолекулярных (имеющих длинный углеродный скелет) спиртов (например, цетилпальмитат).

Совершенно особую группу липидов составляют *стероиды*. Эти вещества построены на основе спирта холестерина (бытовое название холестерин). Холестерол представляет собой полициклическое соединение, содержащее три шестичленных и одно пятичленное кольцо и углеводородный «хвост».



Липиды могут образовывать комплексы с другими биоорганическими молекулами.

Липопротеины — сложные шаровидные образования, содержащие триацилглицеролы, холестерин и белки. В этой форме липиды переносятся кровью.

Гликолипиды — это группа липидов, построенных на основе сфингозина и содержащих помимо остатка жирной кислоты одну или несколько молекул сахаров (в основном глюкозу или галактозу). Примером является ганглиозид Gm_2 .

Функции липидов

Строительная. Липиды вместе с белками входят в состав биологических мембран. Полагают, что гликолипиды принимают участие в межклеточных контактах, являясь молекулярными рецепторами.

Гормональная. Многие гормоны являются производными холестерина, например, половые (тестостерон у мужчин и прогестерон у женщин) и кортикостероиды (альдостерон).

Энергетическая. Расщепление липидов дает вдвое больше энергии, чем расщепление углеводов.

Запасная. В виде липидов хранится значительная часть энергетических запасов организма. Жиры используются при недостатке питания.

Защитная. Накапливаясь в виде подкожного жира, липиды выступают в качестве термоизолятора. Жироподобные вещества покрывают эпидермис растений и шерсть животных.

Участие в метаболизме. Например, производное холестерина, витамин D (противорахитный фактор) играет ключевую роль в обмене кальция и фосфора.

В миелиновых оболочках аксонов нервных клеток сфинголипиды являются изоляторами при передаче нервного импульса.

2.3.2. Углеводы

Углеводы — органические соединения, состоящие из одной или многих молекул простых сахаров. Молекулярная масса углеводов колеблется в пределах от 100 до 1 000 000 Да (Дальтон — масса, приблизительно равная массе одного атома водорода). Выделяют три группы углеводов:

- ♦ моносахариды или простые сахара (глюкоза, фруктоза);
- ♦ олигосахариды — соединения, состоящие из 2—10 последовательно соединенных молекул простых сахаров (сахароза, мальтоза);
- ♦ полисахариды — состоят более чем из 10 молекул сахаров (крахмал, целлюлоза).

Моносахариды (простые сахара)

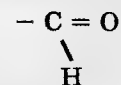
Моносахариды — это кетонные или альдегидные производные многоатомных спиртов. Атомы углерода, водорода и кислорода, входящие в их состав, находятся в со-

отношении 1: 2: 1. Общая формула для простых сахаров — $(\text{CH}_2\text{O})_n$, где $n \geq 3$.

В зависимости от длины углеродного скелета (количества атомов углерода) их разделяют на: триозы — C_3 , тетразы — C_4 , пентозы — C_5 , гексозы — C_6 и т. д.

Кроме того, сахара разделяют на:

- ♦ альдозы — имеющие в составе альдегидную группу

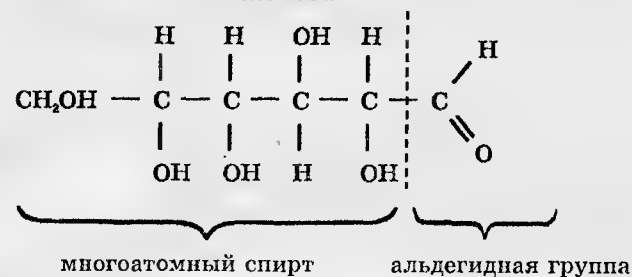


(к ним относятся глюкоза, рибоза);

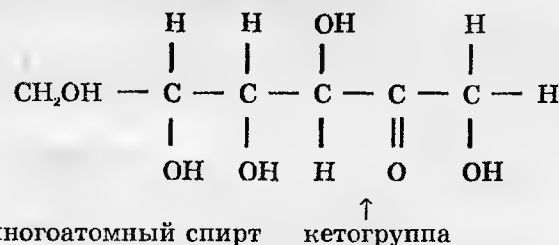
- ♦ кетозы — имеющие в составе кетонную группу — (рибулоза, фруктоза)



глюкоза

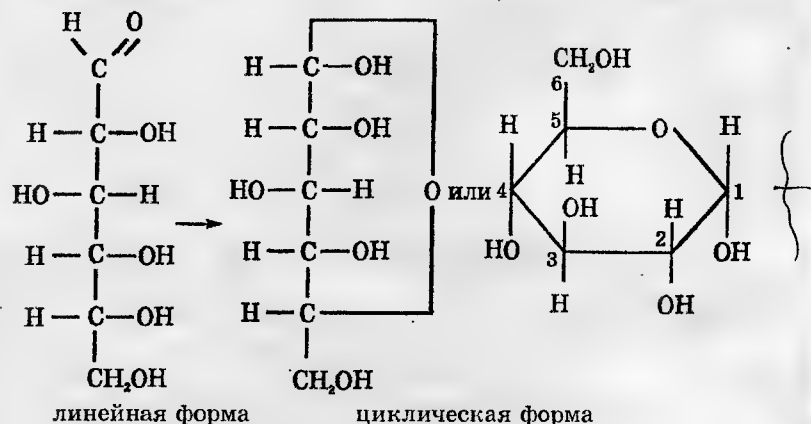


фруктоза



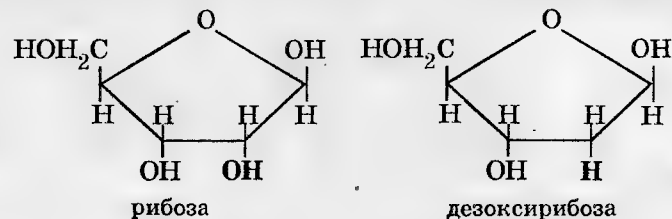
В растворах все сахара, начиная с пентоз, имеют циклическую форму; в линейной же форме присутствуют только триозы и тетразы. При образовании цикли-

ческой формы атом кислорода альдегидной группы связывается ковалентной связью с предпоследним атомом углерода цепи.



Для того чтобы отличать атомы углерода в циклических формах сахаров, ведут нумерацию цепи по часовой стрелке, начиная справа от атома кислорода (см. предыдущий рисунок).

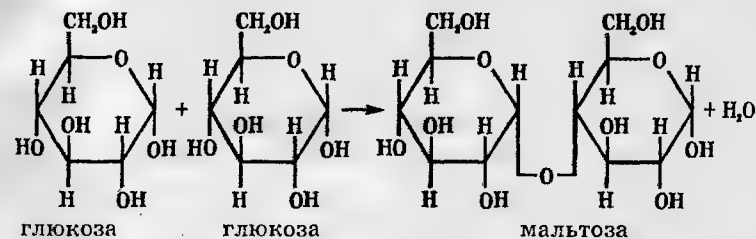
Кроме сахаров, у которых все атомы углерода связаны с атомом кислорода, есть частично восстановленные сахара, важнейшим из которых является дезоксирибоза (см. «Нуклеиновые кислоты»).



Олигосахариды

При гидролизе олигосахариды образуют несколько молекул простых сахаров. В олигосахаридах молекулы сахаров соединены так называемыми *гликозидными связями*, соединяющими атом углерода одной молекулы с

атомом углерода другой через атом кислорода, например:



К наиболее важным олигосахаридам относятся мальтоза, лактоза и сахароза, называемая в быту сахаром (дисахарид, состоящий из глюкозы и фруктозы).

Полисахариды

Это высокомолекулярные (до 1 000 000 Да) полимерные соединения, состоящие из большого числа мономеров-сахаров. Наиболее часто встречающимся мономером полисахаридов является глюкоза, встречаются манноза, галактоза и другие сахара.

Полисахариды делят на:

- ♦ гомополисахариды, состоящие из молекулы моносахаридов одного типа (так, крахмал и целлюлоза состоят только из глюкозы);
- ♦ гетерополисахариды, в состав которых в качестве мономеров могут входить несколько различных сахаров (гепарин).

В зависимости от типа гликозидных связей полисахариды бывают *линейными* (неразветвленными — целлюлоза) и *разветвленными* (крахмал, хитин).

К числу наиболее важных полисахаридов относятся:

Целлюлоза — линейный полисахарид, состоящий из молекул глюкозы. Целлюлоза является главным компонентом клеточной стенки растений.

Крахмал и гликоген. Эти полисахариды являются основными формами запасаания глюкозы у растений и животных соответственно. В обоих случаях полисахариды являются разветвленными. При их расщеплении орга

низм получает глюкозу, необходимую в процессе жизнедеятельности.

Хитин. У ракообразных и насекомых образует наружный скелет (панцирь). Его мономером являются производные глюкозы.

Функции углеводов

Энергетическая. Это основная функция углеводов. Именно при «сжигании» простых сахаров, и в первую очередь глюкозы, организм получает основную часть необходимой ему энергии.

Запасная. Крахмал и гликоген играют роль источников глюкозы, высвобождая ее по мере необходимости.

Опорно-строительная. Эту функцию выполняют такие полисахариды, как целлюлоза (образует клеточную стенку растений), хитин (из него построен панцирь насекомых), различные олиго- и полисахариды, образующие клеточную стенку бактерий.

Кроме того, соединяясь с липидами и белками, углеводы образуют *гликолипиды* и *гликопротеиды* — два важных класса биохимических молекул. Сахара рибоза и дезоксирибоза обязательно входят в состав нуклеотидов — мономеров нуклеиновых кислот.

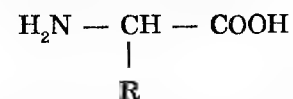
2.3.3. Белки

Подобно углеводам, белки являются полимерами, т. е. состоят из нескольких структурных единиц — мономеров. Белки имеют только линейную, неразветвленную структуру. Мономерами белков являются аминокислоты.

Аминокислоты

По своему химическому строению аминокислоты представляют собой соединения, содержащие одну карбоксильную ($-\text{COOH}$) и одну аминную ($-\text{NH}_2$) группы, связанные с одним атомом углерода, к которому присоединена боковая цепь — какой-нибудь радикал R (именно

но он придает аминокислоте ее неповторимые свойства). Химическое строение аминокислоты:



На сегодняшний день известно около 200 аминокислот, встречающихся в живых организмах, однако лишь 20 из них участвуют в образовании белков. Различные комбинации этих 20 аминокислот, называемых *фундаментальными*, или *основными*, составляют все разнообразие белков.

В зависимости от радикала фундаментальные аминокислоты разделяют на 3 группы:

- ◆ *неполярные* (8): аланин, метионин, валин, пролин, лейцин, изолейцин, триптофан, фенилаланин;
- ◆ *полярные незаряженные* (7): аспарагин, глутамин, серин, глицин, тирозин, треонин, цистеин;
- ◆ *заряженные* (5):
положительно — аргинин, гистидин, лизин;
отрицательно — аспарагиновая и глутаминовая кислоты.

Аминокислоты разных групп придают белкам различные свойства. Неполярные аминокислоты гидрофобны и построенный из них белок будет вести себя в воде как капля жира, полярные аминокислоты, напротив, гидрофильны.

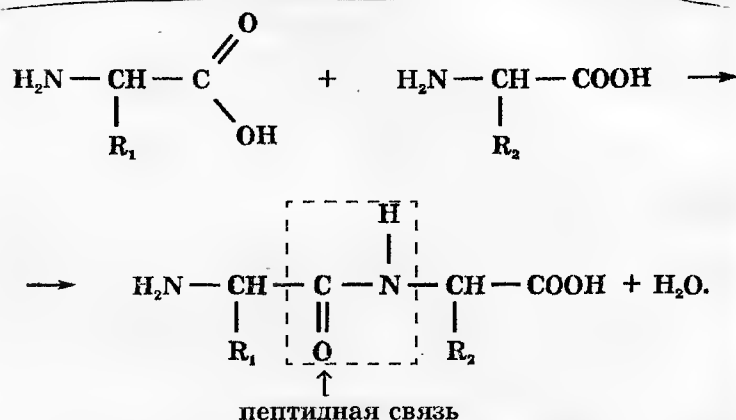
Характерная химическая особенность аминокислот заключается в том, что в растворе они могут выступать в роли как кислот, так и оснований. Карбоксильная группа $-\text{COOH}$ способна отдавать протон, функционируя как кислота, а аминная NH_2 — принимать протон, проявляя таким образом свойства основания. Значение pH, при котором суммарный электрический заряд аминокислоты равен нулю, называют *изoeлектрической точкой*.

Пептиды и белки

В широком смысле пептиды и белки одно и то же, в более узком — пептидами называют олигопептиды, со-

державшие до 10 аминокислот, белками же называют полипептиды, состоящие из большого числа аминокислот. Этой терминологии мы и будем придерживаться в дальнейшем.

Карбоксил одной аминокислоты с аминной группой другой аминокислоты способны образовывать ковалентную связь, которую называют пептидной или амидной:



Поскольку каждая аминокислота имеет две реакционно-способных группы, пептидная цепь может наращаться в принципе сколько угодно долго, но в организме длина одной цепи обычно не превышает одну — две сотни, реже несколько сотен аминокислотных остатков (длину полипептидной цепи обычно выражают в количестве аминокислотных остатков, а ее массу — в дальтонах).

Подобно аминокислотам пептиды и белки обладают изoeлектрической точкой, которая определяется аминокислотным составом данного пептида и индивидуальна для каждого соединения.

Пептиды выполняют в организме в основном регуляторные функции. Например, олигопептидами является ряд гормонов: окситоцин, вазопрессин, тиролиберин, тиреотропин и другие. К олигопептидам же относятся брадикидин (пептид боли) и некоторые опиаты: эндорфины и энкефалины (это «естественные наркотики» человеческого организма), обладающие свойствами анальгетиков (обезболивающих средств). Принятие наркоти-

ков разрушает опиатную систему организма — вот почему наркоман без дозы наркотиков испытывает жесточайшую «ломку»: он воспринимает информацию о малейших неисправностях в организме, которая в норме «глушится» опиатами. Многие токсины (например, дифтерийный токсин), антибиотики (валиномицин, грамицидин А) являются пептидами.

Белки, в силу более сложного строения, выполняют в организме множество функций.

Строение белков

Поскольку белки состоят из нескольких десятков аминокислот, соединенных в полипептидную цепь, клетке энергетически невыгодно держать их в виде цепочки (так называемая развернутая форма). Поэтому белки подвергаются компактизации, укладке, в результате которой они приобретают определенную пространственную организацию — *пространственную структуру*.

Выделяют 4 уровня пространственной организации белков.

Первичная структура — последовательность аминокислот в полипептидной цепи.

Вторичная структура образуется в результате укладки полипептидной цепи определенным образом с образованием упорядоченной структуры — альфа-спирали или бета-структуры.

Образовавшиеся структуры компактизируются в *домены* — глобулоподобные образования с гидрофобной сердцевинкой и гидрофильным наружным слоем.

Третичная структура — это расположение в пространстве доменов одного белка.

Четвертичная структура характерна для сложных белков, состоящих из двух и более полипептидных цепей, не связанных ковалентными связями, а также для белков, содержащих небелковые компоненты (ионы металлов, гем, коферменты и т. п.). Под четвертичной структурой понимают пространственное расположение этих компонентов.

При сильном изменении нормальных условий белки могут подвергаться *денатурации* — переходить от

высших уровней организации к низшим, т. е. раскручиваться. Разрушение первичной структуры — это полная денатурация. Если нормальные условия восстановить, то белки ренатурируют — самопроизвольно восстанавливают свою нормальную (нативную) конформацию. Однако, если произошла полная денатурация, ренатурация невозможна.

В образовании первичной структуры главную роль играют ковалентные пептидные связи. Образование высших структур обусловлено наличием нековалентных водородных связей, а также гидрофобных и дисперсионных (Ван-дер-Ваальсовых) взаимодействий. В конечном счете, II, III и IV структуры определяются первичной, так как на этом уровне детерминировано расположение гидрофобных и гидрофильных аминокислот, способных к образованию гидрофобных и водородных связей. В то же время, на нативную конформацию могут влиять и конкретные условия, в которых находится белок.

Существует несколько подходов к классификации белков, однако универсального не существует из-за их огромного разнообразия.

По химическому составу выделяют белки простые и сложные. К простым относят белки, состоящие только из аминокислот, а к сложным — содержащие белковую часть и небелковую (ее обычно называют простетической группой) — ионы металлов, углеводы, липиды и т. п.

Простыми белками являются сывороточный альбумин крови, антитела (иммуноглобулины), фибрин, простые ферменты (например, трипсин) и другие. К сложным белкам относятся все протеолипиды и гликопротеины, гемоглобин, сложные ферменты (например, алкогольдегидрогеназа, содержащая атом цинка) и т. д. Сложных белков больше, чем простых.

По форме молекулы (структуре) выделяют глобулярные и фибриллярные белки. Глобулярные белки имеют сферическую форму (глобула) или стремятся к ней; фибриллярные белки имеют вытянутую форму (фибрилла).

Все вышеизложенное о пространственной структуре

белков относится именно к глобулярным белкам. Фибриллярные же имеют другие типы высших структур. Вторичная структура, как и у глобулярных белков, представлена альфа-спиралями или бета-структурами. Однако в домены спирали не складываются. Вместо этого три спирализованных молекулы белка укладываются в единую *суперспираль*. Такую структуру можно считать третичной для фибриллярных белков.

Фибриллярных белков немного, и они выполняют в организме, главным образом, *защитную, опорную и строительную* функции. Из альфа-кератинов построены ногти, волосы и перья; из бета-кератинов — паутина и шелк. Коллаген образует сухожилия, а растяжимый эластин — связки, соединяющие кости в суставах. Из фибрина образуются кровяные тромбы.

Основная же масса белков относится к глобулярным. Их функции более разнообразны.

Функции белков

Каталитическая. Подавляющая масса биологических катализаторов по своей химической природе являются белками, и далее речь пойдет именно о них.

Недавно, однако, было обнаружено, что нуклеиновые кислоты, в частности РНК, также способны катализировать некоторые химические реакции. Предполагают даже, что нуклеиновые кислоты являются более древними катализаторами, чем белки.

Белки-ферменты катализируют протекание в организме химических реакций. Эти реакции, в силу энергетических причин, сами по себе либо вообще не протекают в организме, либо протекают слишком медленно.

В силу огромной важности для организма, остановимся на ферментах немного подробнее.

По пространственной организации ферменты состоят из нескольких доменов и обычно обладают четвертичной структурой, т. е. состоят из нескольких цепей. Кроме того, ферменты могут иметь в своем составе и небелковые компоненты. Белковая часть носит название *апофермент*, а небелковая — *кофактор* (если это простое неорганическое вещество, например, Zn^{2+} , Mg^{2+})

или *кофермент (коэнзим)* (если речь идет об органическом соединении). Апофермент и кофермент вместе составляют единый каталитически активный комплекс — *голофермент*.

Предшественниками многих коферментов являются витамины. Так, пантатеновая кислота — предшественник *коэнзима А*, играющего важную роль в метаболизме; никотиновая кислота (не путать с никотином, содержащимся в табаке) — предшественник НАД и НАДФ, участвующих в окислительно-восстановительных реакциях и т. д.

В молекуле фермента имеется так называемый активный центр, в котором, собственно, и протекает реакция превращения субстрата. Он состоит из двух участков — *сорбционного* и *каталитического*. Первый отвечает за связывание фермента с молекулой субстрата, а второй — за протекание собственно акта катализа. Сорбционный участок обычно образован неполярными и несколькими заряженными аминокислотами, а каталитический — полярными и заряженными. Активный центр чаще всего располагается на границе двух доменов.

Некоторые ферменты, помимо активного центра, имеют один или несколько регуляторных (аллостерических) центров. С этими участками могут связываться молекулы, регулирующие активность фермента. Они носят название *модуляторы*. В качестве примера можно привести цАМФ, остаток неорганического фосфата.

Регуляция активности ферментов может осуществляться различными способами. Например, при помощи ковалентной модификации; в результате аллостерического взаимодействия; путем компартментации ферментов и объединения их в комплексы и т. д. Кроме того, ряд ферментов синтезируется в виде неактивных предшественников, активация которых требует определенных условий среды или наличия того или иного вещества.

Строительная. Ее осуществляют кератины, коллаген, эластин (см. выше).

Транспортная. Ряд белков крови способны присо-

единять и переносить различные вещества. Альбумин транспортирует жирные кислоты, альфа- и бета-глобулины переносят ионы металлов (Cu, Fe) и гормоны. Гемоглобин переносит кислород. Транспортную функцию осуществляют белки-переносчики плазматических мембран.

Регуляторная. Многие гормоны являются веществами белковой природы, например: инсулин, глюкагон (антагонист инсулина), аденокортикотропный гормон (АКТГ) и некоторые другие.

Защитная. Ее выполняют иммуноглобулины крови, являющиеся антителами, фибрин и тромбин, участвующие в свертывании крови и останавливающие кровотечение. Сюда же можно отнести группу антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазу — СОД, каталазу), которые препятствуют развитию свободнорадикальных процессов, чрезвычайно вредных для организма.

Сократительная. Благодаря движению относительно друг друга нитей белков актина и миозина осуществляется сокращение мышц.

Рецепторная. Некоторые белки, встроенные в клеточную мембрану, образуют рецепторы, которые «воспринимают информацию» от молекул гормонов.

Кроме перечисленных, белки выполняют еще множество других функций.

2.3.4. Нуклеиновые кислоты

Существует 2 типа нуклеиновых кислот: ДНК (дезоксирибонуклеиновые кислоты) и РНК (рибонуклеиновые кислоты). Подобно углеводам и белкам, это полимеры. Как и белки, нуклеиновые кислоты являются линейными полимерами. Однако их мономеры — нуклеотиды — являются сложными веществами, в отличие от достаточно простых сахаров и аминокислот.

Нуклеотиды

Нуклеотиды состоят из трех компонентов: азотистого основания, сахара-пентозы и остатка фосфорной кислоты.

Существует 5 азотистых оснований:

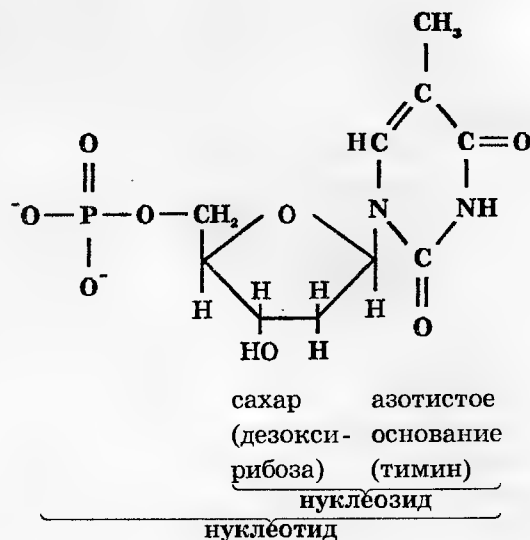
- ♦ аденин;
- ♦ гуанин;
- ♦ урацил;
- ♦ тимин;
- ♦ цитозин.

Первые два принадлежат *пуринам* — их молекулы состоят из двух колец, одно из которых содержит пять членов, а другое шесть. Следующие три являются *пири-мидинами* и имеют одно шестичленное кольцо. Аденин, гуанин и цитозин встречаются как в ДНК, так и в РНК. Тимин встречается только в ДНК, урацил — только в РНК.

Помимо азотистых оснований в образовании нуклеотидов принимают участие два сахара: рибоза — в РНК и дезоксирибоза в ДНК.

Третьим компонентом нуклеотидов как ДНК, так и РНК является остаток фосфорной кислоты — фосфат.

Комплекс азотистого основания с сахаром называется нуклеозидом, а присоединение к последнему фосфата дает нуклеотид. Вот, например, строение тимидина:



Названия нуклеотидов немного отличаются от названий соответствующих оснований, и те и другие принято обозначать заглавными буквами:

Нуклеозид	—	Нуклеотид
аденин	—	аденозин (А),
гуанин	—	гуанозин (Г или G),
цитозин	—	цитидин (Ц или C),
тимин	—	тимидин (Т),
урацил	—	уридин (У или U).

Чтобы различать нуклеотиды ДНК и РНК, к названию первых добавляется приставка *дезокси-*, например, дезоксиаденозин, однако тимидин остается тимидином.

Функции нуклеотидов

Строительная. Из нуклеотидов построены полимерные цепи нуклеиновых кислот.

Энергетическая. Эту функцию выполняет аденозинтрифосфат (АТФ), построенный на рибозе. Он является универсальным переносчиком и хранителем энергии для всех живых существ. В АТФ к имеющемуся фосфату присоединены 2 дополнительных. Связь между фосфатами не очень прочная и при ее разрыве выделяется большое количество энергии (это так называемая *макроэргическая связь*). Соединения, обладающие связями, при разрыве которых выделяется много энергии, называются макроэргами. К ним относятся ГТФ — гуанозинтрифосфат, а также их дифосфаты — АДФ и ГДФ и еще несколько соединений. Однако единственным универсальным макроэргом является АТФ.

Регуляторная. Эту функцию выполняет еще одно производное аденозина — циклический аденозинмонофосфат — цАМФ (сАМР). Он является посредником (мессенджером), осуществляющим связь между гормонами и внутриклеточными ферментами, регулируя активность последних.

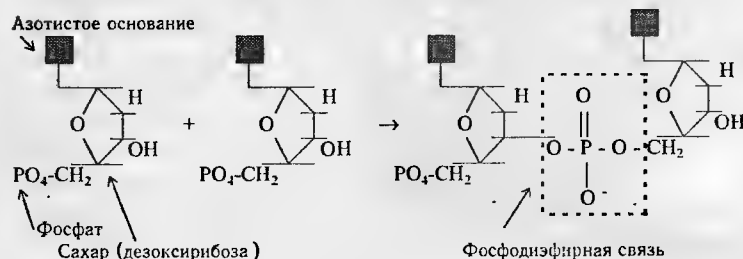
Каталитическая. Нуклеотиды могут являться предшественниками ряда витаминов (тиамин, рибофлавин, фолиевая кислота, витамин B₁₂), выступающих в роли *коферментов* — соединений, необходимых для осуществления каталитического действия некоторых ферментов.

Кроме того, производными нуклеотидов можно считать НАД, НАДФ, ФАД и ФМН, которые являются участниками подавляющего количества биохимических реакций. О них будет сказано ниже.

2.3.4.1. ДНК

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота — высокомолекулярный линейный полимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей. Мономерами ДНК являются нуклеотиды 4 типов: А, Т, Г и Ц; все они построены на основании сахара *дезоксирибозы*.

Каждая из цепей ДНК является линейным полимером, в котором нуклеотиды последовательно соединены друг с другом при помощи ковалентной фосфодиэфирной связи, которая образуется между -ОН группой одной молекулы сахара и -ОН группой другой через остаток фосфорной кислоты PO_4 :



Образующаяся в результате цепочка имеет гигантскую длину — десятки и сотни миллионов (!) нуклеотидов и вес 10^{10} — 10^{11} Да. Она столь велика, что молекулу ДНК видно в световой микроскоп в виде хромосомы.

В отличие от остальных веществ клетки, ДНК представляет собой двухцепочечную молекулу, в которой обе цепи прочно связаны друг с другом. Существование подобной структуры возможно благодаря особенностям строения нуклеотидов. Цепи ДНК ориентированы строго определенным образом: азотистые основания нуклеотидов обеих цепей обращены внутрь (навстречу друг другу), а

сахара и фосфаты — паружу; кроме того, цепи расположены очень близко друг к другу (около 1,8 нм). В результате такого пространственного расположения между азотистыми основаниями двух нуклеотидов, расположенных друг напротив друга в обеих цепях, возникают нековалентные водородные связи. Это слабые связи, однако за счет большого количества они прочно связывают обе цепи.

В 1949 г. Э.Чаргафф опубликовал работы о закономерностях количественного содержания азотистых оснований в молекуле ДНК, позже они были названы *правилами Чаргаффа*. Одно из них гласит, что количество аденинов А равно количеству тимина Т, а количество гуанинов Г — количеству цитозина Ц, т.е. $A=T$, $G=C$. Основанием этого правила является следующий факт. Структура азотистых оснований такова, что из всех возможных взаимодействий их друг с другом энергетически и пространственно осуществляется одно-единственное, т.е. определенное азотистое основание (и соответственно нуклеотид) может взаимодействовать с одним-единственным типом азотистых оснований (нуклеотидов). Оказалось, что А может взаимодействовать только с Т, но не с А, Г или Ц. Т взаимодействует только с А, Г — только с Ц, а Ц — только с Г. Такое избирательное взаимодействие нуклеотидов друг с другом называют *принципом комплементарности*, а сами нуклеотиды — *комплементарными*. Говорят, что А комплементарен Т (или они комплементарны друг другу), а Г комплементарен Ц. Принцип комплементарности имеет огромное значение для строения и функционирования нуклеиновых кислот.

Поскольку нуклеотиды взаимодействуют друг с другом по принципу комплементарности, то существует строгая закономерность расположения обоих нуклеотидов в обеих цепях. Напротив А одной цепи находится Т в другой, а напротив Г стоит Ц, и наоборот: напротив Т стоит А, напротив Ц стоит Г. Поэтому, зная последовательность нуклеотидов одной цепи, всегда можно точно знать нуклеотидную последовательность второй цепи. Между

азотными основаниями пары А и Т образуются 2 водородные связи, а между Г и Ц — 3, поэтому прочность связи Г-Ц выше, чем у А-Т:

цепь ДНК А А Г Т Ц Ц Ц Т Г Г цепь ДНК
 ||| ||| ||| ||| ||| ||| ||| |||
 цепь ДНК Т Т Ц А Г Г Г А Ц Ц цепь ДНК.

Как и в случае с белками, клетке энергетически невыгодно держать очень длинную молекулу ДНК в развернутом виде, поэтому она подвергается укладке. Пространственная структура двухцепочечной молекулы ДНК была установлена в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком. Они предложили модель, согласно которой 2 цепи вместе закручены вокруг общей оси, образуя *двойную спираль*. Представьте себе, что вы намотали двужильный провод на карандаш; если теперь вытащить последний, то в руках у вас окажется подобие двойной спирали.

Связываясь с белками, ДНК образует *нуклеопротейн* и подвергается дальнейшей компактизации, результатом которой является образование хромосом.

Молекулы ДНК эукариотических организмов линейны, не замкнуты. У прокариот ДНК, напротив, замкнута в кольцо.

Подобно белкам, при резком изменении нормальных условий ДНК подвергается денатурации, которая в данном случае называется *плавлением*. При постепенном мягком восстановлении условий ДНК ренатурирует («отжигается»).

У прокариот ДНК в виде нуклеоида расположена прямо в цитоплазме. У эукариот основное количество ДНК в виде хромосом находится в ядре. Однако у них есть еще 2 органеллы — митохондрии и пластиды — которые обладают собственной ДНК, которую называют *внеядерной ДНК*. Это обычная двухцепочечная ДНК, хотя гораздо меньших размеров, чем ядерная. По ряду признаков (замкнута в кольцо, ряд химических особенностей) она ближе к ДНК прокариот. Эти особенности внеядерной ДНК рассматривают как доказательство возник-

новения эукариот путем симбиоза прокариотических клеток.

Функции ДНК

Функцией ДНК является *хранение, передача и воспроизведение* в ряду поколений генетической информации. В организме ДНК, являясь основой уникальности индивидуальной формы, определяет, какие белки и в каких количествах необходимо синтезировать.

Репликация ДНК

Существование механизма «размножения» молекул ДНК, благодаря которому воспроизводятся точные копии исходных молекул, делает возможным передачу генетической информации от материнской клетки дочерним во время деления.

Процесс удвоения молекул ДНК называется *репликацией*. Это сложный процесс, осуществляемый ферментами, полное название которых — ДНК-зависимые-ДНК-полимеразы типа I, II или III (или просто *ДНК-полимеразы*).

В основе репликации лежит способность нуклеотидов к комплементарному взаимодействию с образованием водородных связей между А и Т, Г и Ц.

Специальные белки разрывают связи между цепями и «расплетают» молекулу ДНК, так что ее цепи разделяются. Это расплетение осуществляется на небольшом отрезке в несколько десятков нуклеотидов. На расплетенном участке ДНК-полимеразы строят дочерние цепи ДНК. При этом материнские цепи выступают в роли матриц, по которым ферменты, подбирая комплементарные нуклеотиды один за одним, выстраивают новые. После того, как дочерние цепи ДНК построены и соединены с материнскими, происходит расплетение нового отрезка, и цикл репликации повторяется.

Такой способ репликации, при котором в каждую дочернюю клетку отходит двухцепочечная ДНК, одна цепь которой является «старой», материнской, а другая — новосинтезированной, называется *полуконсервативным способом репликации ДНК* (рис. 2.1).

ПОЛУКОНСЕРВАТИВНЫЙ СПОСОБ РЕПЛИКАЦИИ ДНК

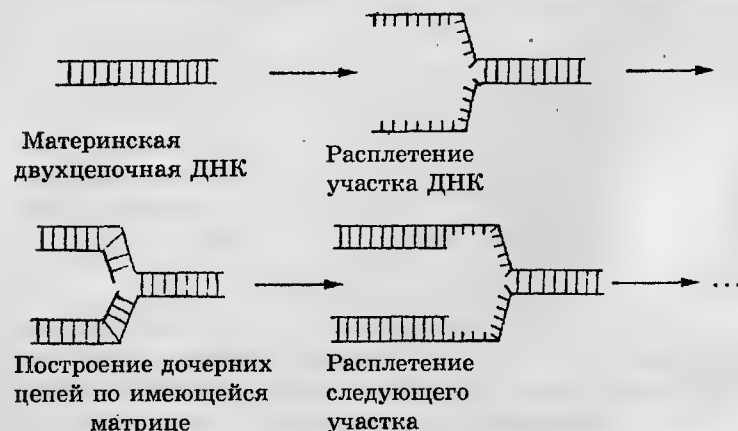


Рис 2.1

Точность воспроизведения информации (точность синтеза дочерних цепей) при репликации почти абсолютная — любая малейшая ошибка может привести к серьезным последствиям. Однако ошибки случаются и здесь, вызывая спонтанные мутации (о мутациях будет рассказано в разделе «Наследственность и изменчивость»).

Для повышения надежности сохранения информации в клетке имеются системы *репарации*, восстанавливающие поврежденную цепь ДНК по неповрежденной. Все реакции репарации осуществляются ферментами.

2.3.4.2. РНК

Строение молекул РНК во многом сходно со строением молекул ДНК. Тем не менее имеется ряд существенных отличий. В состав нуклеотидов РНК вместо дезоксирибозы входит сахар *рибоза*. Основание *тимин* (Т) замещено на *урацил* (У). Главное отличие от ДНК состоит в том, что РНК имеет *лишь одну цепь*. Однако ее нуклеотиды также способны образовывать водородные связи между собой (например, в молекулах тРНК), но это внутри-, а не межцепочечное соединение комплементарных нуклеотидов. Устойчивых комплексов с другими молекулами РНК или ДНК в норме РНК не образует. Цепи

РНК значительно короче цепей ДНК. У небольшой группы вирусов носителем генетической информации является двуцепочечная РНК, которая заменяет ДНК остальных живых организмов. Это единственный пример стабильного РНК-РНК комплекса.

Существует три основных вида РНК.

Информационная (матричная) РНК — мРНК

Наиболее разнородная по размерам, структуре и стабильности группа молекул РНК с длиной цепи 75—3000 нуклеотидов и массой 250 тыс. — 1 млн Да. мРНК представляет собой полинуклеотидную незамкнутую цепь. Единой пространственной структуры, характерной хотя бы для большинства мРНК, не обнаружено.

Все мРНК объединяет их функция — они служат в качестве *матриц* для синтеза белков, передавая информацию об их структуре с молекул ДНК.

Транспортная (акцепторная) РНК — тРНК

Самая маленькая из РНК. Молекулы тРНК состоят из 75—100 нуклеотидов и весят 20—30 тыс. Да. Функция тРНК — перенос аминокислот к синтезируемой молекуле белка.

Число различных видов тРНК в клетке невелико: 20—61. Все они имеют сходную пространственную организацию. Благодаря внутрицепочечным комплементарным взаимодействиям молекула тРНК приобретает характерную вторичную структуру, которую традиционно изображают в виде плоского креста, называя его *клеверным листом*. Трехмерная же модель тРНК выглядит несколько иначе. В тРНК выделяют 4 петли (или плеча):

- ♦ акцепторная (служит местом присоединения переносимой аминокислоты);
- ♦ антикодоновая (узнает кодон в мРНК в процессе трансляции, см. «Синтез белка»);
- ♦ 2 боковые.

Рибосомная РНК — рРНК

Одноцепочечные нуклеиновые кислоты, которые в комплексе с рибосомными белками образуют рибосомы — органеллы, на которых происходит синтез белка.

рРНК — разнородная группа молекул с длиной цепи 120—3500 нуклеотидов и весом 35 тыс. — 1,5 млн Да.

В клетке больше всего содержится рРНК, значительно меньше тРНК и совсем немного мРНК. Так, у кишечной палочки *E. coli* соотношение этих видов РНК составляет примерно 82%, 16 и 2%, соответственно.

2.4. Обмен веществ и превращение энергии

Отличительной чертой каждого живого организма является непрерывный обмен веществ и энергии между внутренней средой организма и окружающей средой.

Вещества, входящие в состав клетки, не вечны. Все молекулы со временем «стареют», хотя время жизни разных молекул различно: от нескольких минут до нескольких месяцев. За счет разрушения сложных органических веществ организм, с одной стороны, получает необходимую для жизнедеятельности энергию, а с другой — избавляется от ненужных, старых и дефектных молекул.

Организм не может «поедать себя» вечно. Вместо разрушаемых молекул он должен синтезировать новые. Часть организмов (растения) строят их из неорганических веществ. Другая часть (остальные живые организмы) строят их из простых органических соединений. В обоих случаях организм практически никогда не строит сложные органические вещества, образующие его тело, из конечных продуктов распада собственных молекул. Необходимые вещества организм получает извне.

Можно нарисовать такую схему взаимодействия организма и окружающей среды. Из внешней среды в организм поступают неорганические и простые органические вещества, из которых он строит сложные органические молекулы, образующие его тело. Часть присутствующих в организме сложных органических веществ для получения энергии разрушаются до простых органических и неорганических соединений, которые выводятся во внешнюю среду. Поскольку с веществом всегда связа-

на энергия, вместе с поступлением — перестройкой — выведением молекул, из среды в организм поступает энергия, затем она превращается в разные формы и, в конечном итоге, выводится во внешнюю среду:



Как видно из схемы, поскольку разные организмы потребляют и выводят разные вещества, в биосфере происходит круговорот веществ. А вот круговорота энергии нет, поскольку в конечном итоге она трансформируется в тепло, использовать которое живые организмы не могут, т.е. в биосфере наблюдается односторонний поток энергии: источник (Солнце) → растения → животные → тепло (рассеивается).

По источнику энергии все живые организмы делятся на две группы: фототрофы и хемотротрофы. *Фототрофы* получают энергию от Солнца (видимый свет). *Хемотротрофы* получают ее за счет окисления веществ.

По источнику получения углерода в органических молекулах организмы разделяют на автотрофов и гетеротрофов. *Автотрофы* строят свои органические вещества из неорганических CO_2 и H_2O . *Гетеротрофы* строят свои молекулы, перестраивая уже готовую органику.

Комбинация этих классификаций дает 4 группы живых организмов:

- ◆ фотоавтотрофы — все растения и синезеленые;
- ◆ фотогетеротрофы — зеленые и пурпурные бактерии;
- ◆ хемоавтотрофы — бактерии, способные к хемосинтезу;
- ◆ хемогетеротрофы — животные, грибы, часть бактерий.

Главным понятием в этом разделе является метаболизм. *Метаболизм* — это совокупность всех химических реакций, протекающих в организме, сопровождающаяся превращением веществ и энергии. Иногда этот термин заменяют понятием «обмен веществ», но, хотя они являются синонимами, термин «метаболизм» является общепринятым и более удобным.

Биологическое значение метаболизма включает в себя:

- ♦ создание необходимых организму веществ;
- ♦ обеспечение организма энергией.

В связи с этими двумя функциями выделяют две стороны метаболизма — пластический и энергетический обмен. *Пластический обмен* — совокупность реакций превращения веществ организма, в ходе которых происходит синтез молекул, необходимых для построения тела. *Энергетический обмен* — совокупность реакций, обеспечивающих организм энергией. Примерами пластического обмена являются биосинтез белка из аминокислот, репликация ДНК, синтез аминокислот, и т.п. Для энергетического обмена важны реакции, идущие с выделением энергии — расщепление сахаров до CO_2 и H_2O , гидролиз АТФ и др.

Необходимо подчеркнуть тесную взаимосвязь и неразрывность обоих процессов. С одной стороны, все реакции изменения вещества сопровождаются поглощением либо выделением энергии. С другой, материальным носителем энергии в организме является вещество, и все энергетические процессы связаны с его изменением. Таким образом, пластический и энергетический обмен представляют собой различные аспекты одного процесса — метаболизма.

В силу ряда причин в биохимии не пользуются этими терминами. Вместо них используют понятия «катаболизм» и «анаболизм». Различаются эти два понятия направленностью происходящего в них процесса, что гораздо удобнее.

Катаболизм — совокупность реакций, приводящих к образованию простых веществ из более сложных, иными словами, это — процессы распада. Все катаболичес-

кие реакции сопровождаются высвобождением энергии, в ряде случаев она запасается организмом. По этому признаку катаболизм можно использовать как синоним энергетического обмена, хотя понятие катаболизма более широкое. Катаболические процессы выполняют 3 функции. Во-первых, обеспечение организма энергией. Во-вторых, разрушение старых, дефектных и ненужных молекул. В-третьих, при неполном разрушении простых органических веществ происходит образование промежуточных соединений, из которых организм может строить молекулы других типов. Так, у растений молекулы всех четырех классов биоорганических веществ способны к взаимопревращениям через продукты промежуточного обмена. Организм человека способен синтезировать 12 из 20 аминокислот через промежуточный обмен сахаров, жирных кислот и нуклеотидов.

Катаболические процессы можно разделить на 2 стадии.

1. Гидролиз полимеров до мономеров. Так, белки распадаются на аминокислоты, липиды — на жирные кислоты и спирты и т.п.

2. Расщепление мономеров до простых неорганических веществ, которые затем выводятся из организма. Стоит обратить внимание на то, что конечными продуктами у *всех* организмов являются CO_2 , H_2O и одно из соединений азота: аммиак, мочеви́на, мочевая кислота. Примером полного расщепления мономера является клеточное дыхание (см. ниже).

Анаболизм — понятие, противоположное катаболизму — совокупность реакций построения более сложных веществ из простых, т.е. это — реакции синтеза. Анаболические процессы всегда идут с потреблением энергии, полученной в катаболических реакциях. Они выполняют функцию синтеза вещества для построения тела организма, и поэтому анаболизм можно считать синонимом пластического обмена.

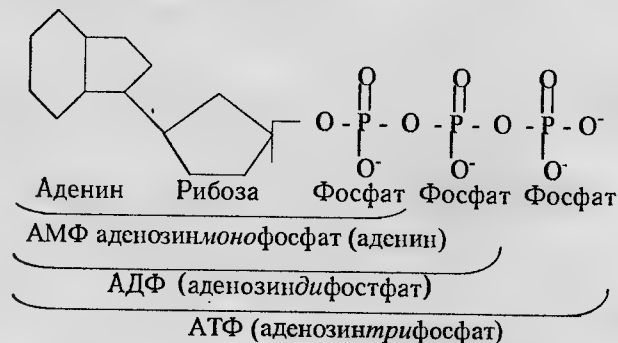
Как и катаболизм, анаболизм включает 2 стадии.

1. Образование простых органических веществ из неорганики. Самым важным примером этой группы реакций является фотосинтез (см. ниже).

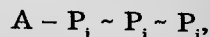
2. Синтез биополимеров из образовавшихся мономеров. В качестве примеров здесь можно привести рассмотренную выше репликацию ДНК, а также биосинтез белка (см. ниже).

Роль АТФ в метаболизме

АТФ — аденозинтрифосфат — является производным нуклеотида аденозина, в котором к его фосфату линейно ковалентно присоединены еще 2 фосфата (остатка фосфорной кислоты)

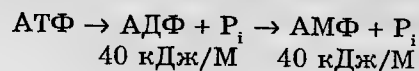


или схематично:



где P_i — фосфат; $\sim$ — макроэргическая связь.

В силу ряда причин связь между двумя фосфатами энергетически очень насыщена и при ее разрыве выделяется большое количество энергии. Подобные связи называют *макроэргическими*, а вещества, обладающие ими, — *макроэргами*. При разрыве первой макроэргической связи в молекуле АТФ (между концевым и вторым фосфатами) выделяется 40 кДж/моль и столько же при разрыве второй (между вторым и внутренним фосфатами). Третья связь (между внутренним фосфатом и рибозой) макроэргической не является. Таким образом, АТФ способен к двухступенчатому гидролизу с высвобождением 2 фосфатов, при этом выделяется 80 кДж/моль:



Главная функция АТФ — хранение, перенос и выделение энергии, необходимой для протекания любых реакций.

Все процессы в клетке, которые обеспечивают ее энергией, в конечном счете приводят к образованию АТФ из АДФ и фосфата (или из АМФ и 2 фосфатов). АТФ — достаточно стабильное соединение, он способен перемещаться по всей клетке, «храня в себе» запас энергии. В том месте, где она необходима, АТФ расщепляется и выделяет «порцию» энергии. Образуется АТФ преимущественно в митохондриях. АТФ является универсальным переносчиком энергии. Все живые организмы Земли используют его. Существуют и другие макроэргические связи и другие макроэрги, но только АТФ является «всеобщей энергетической валютой», которую «признают» все химические процессы.

Теперь перейдем к рассмотрению примеров метаболических процессов.

2.4.1. Клеточное дыхание

Процесс разложения глюкозы в клетке до CO_2 и H_2O в присутствии свободного кислорода и запасаания выделившейся при этом энергии называется *клеточным дыханием*. Его не следует путать с *физиологическим дыханием* — газообменом в легких или жабрах.

Вообще, под термином «окисление» понимают отнимание у субстрата электронов. В биохимических процессах окисление чаще всего происходит путем одновременного отнимания от субстрата электронов и протонов, т.е. *атомов водорода*. Эти отнятые атомы водорода передаются на специальные переносчики: НАД⁺, НАДФ⁺, ФАД (флавинадениндинуклеотид) и ФМН (флавинмононуклеотид). Эти переносчики являются коферментами многих ферментов-оксидоредуктаз.

Клеточное дыхание состоит из 3 этапов:

1. расщепление глюкозы до пирувата;
2. окисление пирувата до CO_2 ;
3. окислительное фосфорилирование.

Первый этап протекает в цитоплазме и не требует присутствия молекулярного кислорода O_2 . Процесс состоит из 10 последовательных реакций и осуществляется 9 ферментами. В ходе реакций образуется 2 молекулы АТФ (из АДФ и неорганического фосфата P_i) и 2 молекулы восстановленного НАД·Н, а в результате 6-углеродная молекула глюкозы расщепляется на две 3-углеродные молекулы пирувата $CH_3COCOON$ (или $C_3H_4O_3$).

Дальнейшая судьба пирувата зависит от наличия O_2 в среде.

Все процессы превращения пирувата в бескислородной среде в клетках бактерий носят название *брожения*. Наибольшее значение имеют следующие его виды.

Молочнокислое брожение осуществляют молочнокислые бактерии родов *Streptococcus*, *Lactobacterium*, *Bifidobacterium* и др. У них пируват восстанавливается до молочной кислоты. Этот процесс лежит в основе получения кисломолочных продуктов. Недостаток кислорода, возникающий в наших мышцах во время интенсивных физических нагрузок, приводит к тому, что в них начинают идти процессы сбраживания глюкозы до молочной кислоты. Ее накоплением и объясняются болевые ощущения в мышцах после тяжелой работы или возобновления прерванных занятий спортом.

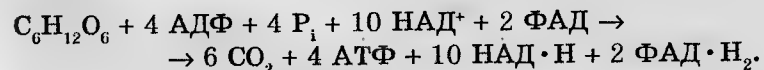
Процесс расщепления глюкозы до молочной кислоты называется *гликолизом*. Описанный выше первый этап расщепления глюкозы представляет собой гликолиз без последней реакции (восстановления пирувата).

При *спиртовом брожении* пируват восстанавливается до этилового спирта. Осуществляют его дрожжи *Saccharomyces*, бактерии *Criptomycoccus*; оно ответственно за винокурение. Известны также уксуснокислое, маслянокислое и другие виды брожения.

У аэробов в присутствии O_2 пируват переносится из цитоплазмы в митохондрии и там начинается *второй этап* клеточного дыхания. На этом этапе происходит отщепление карбоксильной группы в виде CO_2 , а затем образовавшийся C_2 -фрагмент полностью расщепляется до

CO_2 в цикле трикарбоновых кислот (цикле Кребса). Этап протекает с участием 7 ферментов и 2 мультиферментных комплексов через 19 реакций (из них 10 идут в виде двух неразрывных цепочек). При этом образуются 1 молекула АТФ, 4 молекулы восстановленного НАД·Н и 1 молекула восстановленного ФАД·Н₂.

Суммарное уравнение окисления глюкозы выглядит так:



Образовавшийся CO_2 у животных поступает в кровь и удаляется из организма через органы дыхания (легкие или жабры), а у растений — через устьица.

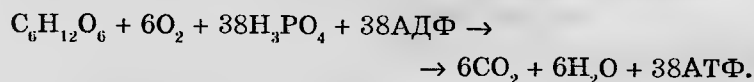
Восстановленные НАД·Н и ФАД·Н₂ участвуют в *третьем этапе* клеточного дыхания — *окислительном фосфорилировании*. В результате происходит окисление атомов водорода молекулярным кислородом с образованием воды и запасание выделившейся энергии в виде АТФ. Однако процесс окисления осуществляется в несколько этапов последовательной передачей электронов по цепи молекул-переносчиков или электронотранспортной цепи (ЭТЦ). Она локализуется во внутренней мембране митохондрий.

В состав ЭТЦ входит ряд компонентов: убихинон (коэнзим Q) и цитохромы *b*, *c*₁, *c*, *a* и *a*₃. Пару цитохромов *a* и *a*₃ называют также цитохромом *aa*₃ или цитохром-оксидазой.

В результате работы ЭТЦ атомы водорода с НАД·Н и ФАД·Н₂ разделяются на протоны и электроны. Электроны в конце концов переносятся на атомы кислорода, а протоны — в межмембранное пространство митохондрий. Последние затем через пронизывающий всю мембрану белок АТФ-синтетазу возвращаются в матрикс; при этом образуется АТФ из АДФ и фосфата. Механизм образования АТФ полностью не изучен. Наиболее широко распространена гипотеза Митчела (1961), согласно которой АТФ образуется за счет кинетичес-

кой энергии протона, проходящего через АТФ-синтазу.

Один НАД $\cdot$ Н участвует в образовании 3 АТФ, а один ФАД $\cdot$ Н $_2$ — 2 АТФ. Таким образом, суммарное уравнение расщепления глюкозы можно записать в виде:



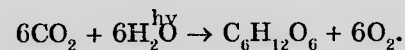
Кроме глюкозы окислению могут подвергаться галактоза, фруктоза, манноза, все 20 аминокислот, а также жирные кислоты и спирты липидов.

Анаэробное дыхание

Под анаэробным дыханием понимают принцип получения энергии, при котором электроны, освобождающиеся в процессе гликолиза, «сбрасываются» на неорганические вещества, а не на молекулярный О $_2$, как у аэробов. Неорганические молекулы при этом восстанавливаются. Строго говоря, этот процесс истинным дыханием не является и используемый термин не совсем удачен, тем не менее он прижился. Бактерии, «дышащие» таким способом, являются облигатными анаэробами и делятся на две основные группы: денитрификаторы — восстанавливают азот: $(\text{N}^{+5}\text{O}_3)^- \rightarrow \text{N}^{-3}\text{H}_3$ и сульфатредукторы — восстанавливают серу: $(\text{S}^{+6}\text{O}_4)^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{S}$. Не следует путать клеточное (аэробное) дыхание, анаэробное дыхание и брожение. Все три пути различаются акцепторами электронов, высвобождающихся при окислении органики: это О $_2$ в первом случае, NO $_3^-$ и SO $_4^{2-}$ — во втором и органические молекулы — в третьем.

2.4.2. Фотосинтез

Фотосинтез — это сложный процесс преобразования энергии солнечного света в энергию химической связи в виде АТФ и последующий синтез молекул глюкозы из СО $_2$ и Н $_2$ О. Его суммарное уравнение можно записать следующим образом:



Установлено, что фотосинтез включает в себя 3 принципиально различных типа реакций:

- ◆ фотофизические;
- ◆ фотохимические;
- ◆ энзиматические (ферментативные).

В связи с этим в фотосинтезе выделяют 3 основных этапа:

1. Фотофизический. Заключается в поглощении квантов света ($h\nu$) хлорофиллом.

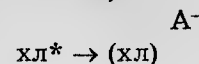


(где хл — хлорофилл).

При этом электроны (e^-) молекул пигмента переходят на более высокий энергетический уровень — возбуждаются (обозначается значком *).

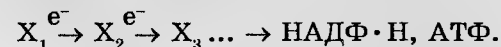
2. Фотохимический. Состоит из нескольких стадий, на которых происходят следующие события:

- а. Энергия возбуждения тратится на разделение зарядов. Это центральное событие фотосинтеза. На данной стадии происходит преобразование *электромагнитной энергии в химический потенциал*.



(где Д — донор e^- , а А — их акцептор).

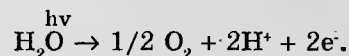
- б. Энергия «разделенного заряда» преобразуется в энергию *химических связей*. На этой стадии электроны «спускаются» по ЭТЦ *хлоропластов*, компоненты которой напоминают компоненты ЭТЦ митохондрий (см. выше).



Это приводит к образованию НАДФ $\cdot$ Н и АТФ.

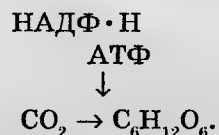
- в. Фотолит воды. У всех растений и цианобактерий

(синезеленых водорослей) источником протонов для НАДФ·Н является вода. Расщепление воды под действием света называют *фотолизом* воды:



Образовавшиеся e^- замещают электроны, отданные молекулой донора, а атомы кислорода объединяются в молекулы и как побочный продукт фотосинтеза удаляются в атмосферу.

3. Ферментативный. На этом этапе осуществляются процессы восстановительного превращения углерода:



Накопленная на предыдущих стадиях энергия используется для восстановления углерода и синтеза углеводов.

Часто процесс фотосинтеза разделяют на *световую* и *темновую* стадии. К темновой при этом относят стадию восстановления углерода и образование органического вещества, а к световой — все остальные, хотя обязательного присутствия квантов света требует лишь фотофизический этап, а также фотолиз воды. Фотохимическим же второй этап фотосинтеза называется по той причине, что во время его протекания энергия света преобразуется в энергию химических связей.

Хлорофилл а является основным светоулавливающим пигментом. Другие виды хлорофилла (например, *b*, *c*), а также каратиноиды и фикобилины расширяют спектр «используемого» света, а также защищают клетки от действия ультрафиолетовых лучей и активных форм кислорода.

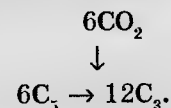
Синтез глюкозы

Известны несколько путей фотоассимиляции CO_2

(синтеза глюкозы): цикл Кальвина (восстановительный пентозфосфатный цикл или C_3 -путь), цикл Хэтча-Слэка (C_4 -путь), САМ-метаболизм. Наиболее распространенным из них является *цикл Кальвина* (назван в честь открывшего его Мелвина Кальвина).

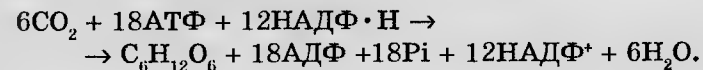
По современным представлениям, он включает в себя 12 реакций, объединенных в 3 стадии.

1. Карбоксилирование. Молекулы CO_2 взаимодействуют с пятиуглеродным соединением, в результате чего образуются молекулы фосfogлицериновой кислоты (ФГК), содержащей три атома углерода:



2. Восстановление. На этой стадии происходит восстановление ФГК до альдегида с использованием НАДФ·Н и АТФ, образовавшихся при фотосинтезе, и удаление из цикла двух синтезированных молекул, которые впоследствии дают молекулу глюкозы.

3. Регенерация акцептора. Из оставшихся 10 трехуглеродных соединений в результате молекулярных перестроек через промежуточные $\text{C}_3 \rightarrow \text{C}_7$ сахара образуется 6 молекул исходного C_3 акцептора. Суммарная реакция цикла Кальвина:



Энергетика фотосинтеза

Образование АТФ в процессе фотосинтеза под действием энергии света называется *фотофосфорилированием* (в отличие от описанного выше окислительного фосфорилирования, где источником энергии является окисление органических субстратов). Продвижение электронов по электронтранспортной цепи приводит к возникновению протонного градиента между стромой и тилако-

идным пространством хлоропластов. Потенциальная энергия созданного градиента используется ферментом АТФ-синтетазой для осуществления реакции фосфорилирования АДФ и образования АТФ.

Около половины образующихся при фотосинтезе АТФ расходуются на внутренние нужды клетки — активизацию и регуляцию различных метаболических систем, а остальная часть используется для ассимиляции CO_2 и синтеза глюкозы.

Биологическая роль фотосинтеза состоит в образовании органических веществ из неорганики. Именно из этой органики построены тела всех остальных организмов на Земле. Вторая функция — выделение O_2 в атмосферу.

Хемосинтез

Хемосинтез (хемоавтотрофия) — процесс получения необходимой организму энергии за счет окисления неорганических молекул, при этом источником углерода биополимеров является CO_2 .

Хемосинтез открыт в 1888 г. русским микробиологом С.Н.Виноградским. В его основе лежит способность ряда бактерий окислять соединения N, S, Fe и других до высших степеней окисления, а выделяющуюся при этом энергию запасать в форме АТФ. Нитрифицирующие бактерии окисляют соединения азота $\text{N}^3\text{H}_3 \rightarrow (\text{N}^{+3}\text{O}_2)^- \rightarrow (\text{N}^{+5}\text{O}_3)^-$. Серуоокисляющие бактерии осуществляют такую цепочку: $\text{H}_2\text{S}^2 \rightarrow \text{S}^0 \rightarrow (\text{S}^{+4}\text{O}_3)^{2-} \rightarrow (\text{S}^{+6}\text{O}_4)^{2-}$. Известны железные бактерии ($\text{Fe}^{+2} \rightarrow \text{Fe}^{+3}$), водородные бактерии ($\text{H}^0_2 \rightarrow \text{H}^{+1}_2\text{O}$), карбоксидобактерии ($\text{CO} \rightarrow \text{CO}_2$) и другие. Все хемосинтетики — облигатные аэробы.

Нужно не смешивать анаэробное дыхание (см. выше) и хемосинтез. В первом случае источником энергии является окисление органики, а во втором — неорганики. Кроме того, представители первой группы являются гетеротрофами, а хемосинтетики — автотрофы. Различаются эти организмы и по отношению к кислороду.

2.4.3. Экспрессия генов (транскрипция и синтез белка)

Генетическая информация хранится в виде определенной последовательности нуклеотидов ДНК, а реализуется в виде аминокислотной последовательности белков; причем посредниками, переносчиками информации выступают РНК.

Таким образом, реализация генетической информации происходит следующим образом:

ДНК $\rightarrow$ РНК $\rightarrow$ белок

Как видим, передача информации имеет одностороннюю направленность. Единственное исключение составляет небольшая группа вирусов (ретровирусы, в том числе ВИЧ), способных по своей РНК строить ДНК при помощи специального фермента ревертазы. Никакие другие живые организмы на это не способны.

В данном разделе необходимо ввести одно очень важное определение. *Ген* — участок ДНК, в котором кодируется аминокислотная последовательность одного белка. Необходимо подчеркнуть, что это — биохимическое определение гена.

Реализация информации, записанной в генах, называется *экспрессией генов*. Этот процесс осуществляется в 2 этапа:

- первый — транскрипция;
- второй — трансляция.

2.4.3.1. Транскрипция

Транскрипция — синтез РНК с использованием ДНК в качестве матрицы. В результате возникает 3 типа РНК:

- ♦ матричная (мРНК);
- ♦ рибосомная (рРНК);
- ♦ транспортная (тРНК).

Процесс транскрипции требует больших затрат энергии в виде АТФ и осуществляется ферментом ДНК-зависимой-РНК-полимеразой трех типов и рядом так называемых вспомогательных факторов.

Одномоментно транскрибируется не вся молекула ДНК, а лишь отдельные ее отрезки — гены.

Транскрипция, как и репликация ДНК, основана на способности азотистых оснований нуклеотидов к комплементарному связыванию. Аналогично репликации, при транскрипции полимераза (здесь уже РНК-полимераза) шаг за шагом подбирает и «сшивает» нуклеотиды, комплементарные матричной последовательности.

Отличительной особенностью транскрипции является то, что в РНК нет тимидина, его замещает уридин; соответственно при транскрипции аденозин молекулы ДНК спаривается с уридином синтезируемой РНК. На время транскрипции двойная цепь ДНК разрывается и синтез РНК осуществляется по одной цепи ДНК, которая называется *кодирующей*. Вторая цепь является *некодирующей*. Какая цепь будет кодирующей, определяется тем, на какой из них находится промотор — точка начала транскрипции.

Цикл транскрипции состоит из 3 стадий:

- ♦ инициации;
- ♦ элонгации;
- ♦ терминации.

Им предшествует узнавание промотора, или подготовительная стадия, на которой РНК-полимераза узнает промотор и связывается с ним. Одновременно происходит локальное расплетение ДНК примерно на 10 пар нуклеотидов.

1. *Инициация*. На этой стадии происходит образование нескольких начальных звеньев РНК. До этого комплекс полимераза-ДНК не стабилен и способен распасться.
2. *Элонгация*. Продолжается дальнейшее расплетение ДНК и синтез РНК по кодирующей цепи.
3. *Терминация*. Как только полимераза достигает терминатора (точка окончания транскрипции), она немедленно отщепляется от ДНК, локальный гибрид ДНК-РНК разрушается и новосинтезированная РНК транспортируется из ядра в цитоплазму. На этом транскрипция заканчивается.

Созревание РНК

Все образовавшиеся РНК непосредственно после трансляции не способны функционировать, так как они синтезируются в виде молекул-предшественников: пре-р, пре-т и пре-м РНК. Чтобы начать работать, пре-РНК должны подвергнуться *процессингу* (созреванию). Под процессингом понимают совокупность биохимических реакций, при которых пре-РНК укорачиваются, подвергаются химическим модификациям, в результате которых образуются зрелые РНК. В этом процессе участвует четвертый известный тип РНК — *малая ядерная РНК (мяРНК)*.

2.4.3.2. Генетический код

Биосинтез белка осуществляется в процессе *трансляции*, во время которой информация РНК реализуется в результате синтеза полипептидной цепи белка. Однако вначале ознакомимся с генетическим кодом.

Информация о структуре белков «записана» в ДНК в виде последовательности нуклеотидов. В процессе транскрипции она переписывается на синтезирующуюся молекулу мРНК, которая выступает в качестве матрицы в процессе биосинтеза белка. Определенному сочетанию нуклеотидов ДНК, а следовательно, и мРНК, соответствует определенная аминокислота в полипептидной цепи белка. Такая система записи генетической информации в виде последовательности нуклеотидов в цепи ДНК или РНК называется *генетическим кодом*. Оказалось, что 3 нуклеотида, объединяясь в *триплет* (*кодон*), определяют 1 аминокислоту. Поскольку существуют 4 типа нуклеотидов, объединяясь по 3 в триплет, они дают $4^3 = 64$ варианта триплетов. Из них 3 (для мРНК — УАА, УГА и УАГ) являются «стоп-кодонами», прекращающими трансляцию, остальные 61 являются кодирующими. Разные аминокислоты кодируются разным числом триплетов: от 1 (метионин, АУГ) до 6 (лейцин). Функцию «переводчика» с «языка» нуклеиновых кислот в клетке выполняет тРНК, а «местом перевода» является рРНК.

Генетический код мРНК

Первый нуклеотид триплета мРНК	Второй нуклеотид триплета мРНК				Третий нуклеотид триплета мРНК
	У	Ц	А	Г	
У	фен	сер	тир	цис	У
	фен	сер	тир	цис	Ц
	лей	сер	STOP	STOP	А
	лей	сер	STOP	три	Г
Ц	лей	про	гис	арг	У
	лей	про	гис	арг	Ц
	лей	про	гли	арг	А
	лей	про	гли	арг	Т
А	иле	тре	асн	сер	Г
	иле	тре	асн	сер	Ц
	иле	тре	лиз	арг	А
	мет	тре	лиз	арг	Г
Г	вал	ала	асп	гли	У
	вал	ала	асп	гли	Ц
	вал	ала	глу	гли	А
	вал	ала	глу	гли	Г

Примечание: Сокращения аминокислот общепринятые.

Свойства генетического кода:

1. *Код триплетен.* Одна аминокислота кодируется тремя нуклеотидами (триплетом) в молекуле нуклеиновой кислоты.
2. *Код универсален.* Все живые организмы от вирусов до человека используют единый генетический код.
3. *Код вырожден.* Одна аминокислота кодируется более чем одним триплетом.
4. *Код однозначен.* Кодон соответствует одной-единственной аминокислоте.
5. *Код не перекрывается.* Один нуклеотид не может входить в состав двух, а тем более трех кодонов в цепи мРНК.
6. *Код не содержит знаков препинания.* Все нуклеотиды цепи мРНК входят в состав кодонов.

2.4.3.3. Трансляция

Трансляция — синтез полипептидной цепи с использованием мРНК в роли матрицы.

Как и транскрипция, трансляция — сложный многостадийный процесс, требующий значительных затрат энергии и участия большого числа (до 300) вспомогательных молекул.

В трансляции участвуют все три основных типа РНК: м-, р- и тРНК. мРНК является информационной матрицей; тРНК «подносят» аминокислоты и узнают кодоны мРНК; рРНК вместе с белками образуют рибосомы, которые удерживают мРНК, тРНК и белок и осуществляют синтез полипептидной цепи.

Процесс трансляции основывается на том, что каждому триплету мРНК (кодону) соответствует определенная аминокислота. Генетический код расшифровывают (реализуют) тРНК. Напомним, что тРНК имеет структуру, состоящую из четырех петель. К одной из них присоединяется аминокислота (*акцепторная петля*), в противоположной (*антикодоновой*) находится триплет нуклеотидов, комплементарный кодону мРНК. Этот триплет называют *антикодоном*. Так, аминокислоте триптофану соответствует кодон УГГ в мРНК, триптофановая тРНК имеет антикодон АЦЦ.

Цикл трансляции

Транскрипция состоит из подготовительного и трех основных этапов.

Подготовительный этап. На этом этапе происходит присоединение аминокислоты к соответствующей тРНК. Эти реакции протекают в цитоплазме и осуществляются ферментами, которые также контролируют соответствие аминокислоты типу тРНК (ее антикодону).

1. *Инициация.* Происходит образование цельной рибосомы, присоединение мРНК и установление первой аминокислоты.

Напомним, что каждая рибосома состоит из двух субъединиц — малой и большой. В нерабочем состоянии они обычно не связаны друг с другом (говорят, что

рибосома диссоциирована). В процессе же трансляции рибосомы находятся в «собранном» состоянии.

В цельной рибосоме выделяют участок присоединения тРНК, «нагруженной» аминокислотой — акцепторный (А-сайт) и участок удержания тРНК с растущей полипептидной цепью — пептидилный (Р-сайт) (в молекулярной биологии выражение «участок цепи» часто заменяют термином «сайт»). Непосредственной связи между мРНК и растущей белковой цепью нет — она осуществляется через тРНК.

Во время инициации (при участии трех вспомогательных белковых факторов) происходит связывание мРНК с малой субъединицей рибосомы, затем к первому кодону своим антикодоном присоединяется «груженная» (несущая аминокислоту) тРНК, а после этого к образовавшемуся комплексу присоединяется большая субъединица рибосомы.

Интересно, что первой аминокислотой всех белков у эукариотических организмов всегда является метионин, а у прокариот — формил-метионин.

2. *Элонгация.* Ко второму кодону (в А-сайт рибосомы) присоединяется еще одна «груженная» тРНК. Между карбоксильной группой (-COOH) первой аминокислоты и аминогруппой (-NH₂) второй образуется пептидная связь. После этого первая аминокислота отсоединяется от своей тРНК и «повисает» на соединенной с ней аминокислоте второй тРНК. Пустая первая тРНК освобождается из комплекса с рибосомой, и Р-сайт становится незанятым. Рибосома «делает шаг» вдоль мРНК. При этом тРНК с аминокислотами перемещается из А-сайта в Р-сайт. «Шаг» рибосомы всегда строго определен и равен трем нуклеотидам (кодону). Движение рибосомы вдоль мРНК называется *транслокацией*.

3. *Терминация.* Синтез полипептидной цепи идет до тех пор, пока рибосома не достигнет одного из трех стоп-кодонов. В этот момент белковая цепь отделяется, а рибосома диссоциирует на субъединицы.

Практически все белки по окончании своего синтеза подвергаются созреванию или процессингу — реак-

циям посттрансляционных модификаций. После этого они (в основном по «трубопроводу» эндоплазматической сети) транспортируются к месту своего назначения.

Характерно, что мРНК транслируется не одной, а одновременно несколькими (до 80) рибосомами. Такие группы рибосом, осуществляющие синтез белка на одной молекуле мРНК, называют полисомами. В результате этого резко увеличивается «производительность» трансляции в единицу времени.

Реакции матричного синтеза

Репликация, транскрипция и трансляция представляют собой примеры *реакций матричного синтеза*, которые являются отличительной особенностью живой клетки. В реакциях этого типа по существующей материнской молекуле («матрице») в соответствии с определенной закономерностью происходит синтез дочерней молекулы. Матрицей является ДНК или РНК, законом формирования первичной последовательности дочерней молекулы — принцип комплементарности. Реакции матричного синтеза имеют ряд преимуществ перед прочими реакциями. Во-первых, *точность* передачи информации при использовании принципа комплементарности почти абсолютная. Во-вторых, *скорость* протекания реакции очень велика. В-третьих, возможно *одновременное использование* матрицы сразу несколькими ферментами (полисомами), а также многократное ее использование.

Энергетика трансляции

На включение одной аминокислоты в растущую полипептидную цепь затрачивается энергия, соответствующая расщеплению 4 молекул АТФ до АДФ. Однако эффективно (на узнавание аминокислоты и образование пептидной связи) используется лишь около 10% выделяющейся энергии, остальная же ее часть рассеивается в виде тепла. Использование меньших количеств энергии ведет к тому, что трансляция идет медленно, с ошибками и ненадежно.

Здесь, как и везде, *качество* (точность реализации информации) и скорость «покупаются» за счет *количества* (избыточная энергия) — за всякое возрастание упорядоченности приходится платить, об этом гласит второй закон термодинамики.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

биогенные элементы, гидрофобные и гидрофильные вещества, мономер, полимер, водородная связь, липиды, моносахариды, полисахариды, аминокислоты, пептиды, белки, пространственная организация, денатурация, фермент, кофермент, витамины, нуклеиновые кислоты, ДНК, РНК, репликация, принцип комплементарности, метаболизм, пластический обмен, энергетический обмен, катаболизм, анаболизм, клеточное дыхание, брожение, гликолиз, фотосинтез, фотоассимиляция CO_2 , хемосинтез, транскрипция, генетический код, триплет, трансляция, реакции матричного синтеза.

Дайте ответы на вопросы:

1. Какие элементы таблицы Менделеева обязательно присутствуют в живых организмах, а какие точно не присутствуют?
2. Назовите функции воды в организме.
3. Перечислите известные вам минеральные соли, присутствующие в организме, и их функции.
4. Какие функции выполняют липиды в организме?
5. Из чего состоят полисахариды и каковы их функции?
6. Какие уровни пространственной организации белков вы знаете?
7. Зачем нужны ферменты и какие еще вы знаете функции белков?
8. Каковы особенности строения ДНК?
9. Почему происходит непрерывный обмен веществом и энергией между организмом и внешней средой?
10. Что такое метаболизм и какие его составные части вы знаете?
11. Какова роль АТФ в метаболизме?
12. Чем клеточное дыхание отличается от брожения и из каких этапов оно состоит?
13. Назовите основные этапы фотосинтеза.
14. Что такое экспрессия генов?
15. Опишите процесс биосинтеза белка.

Глава 3. Клеточное строение

3.1. Клеточная теория

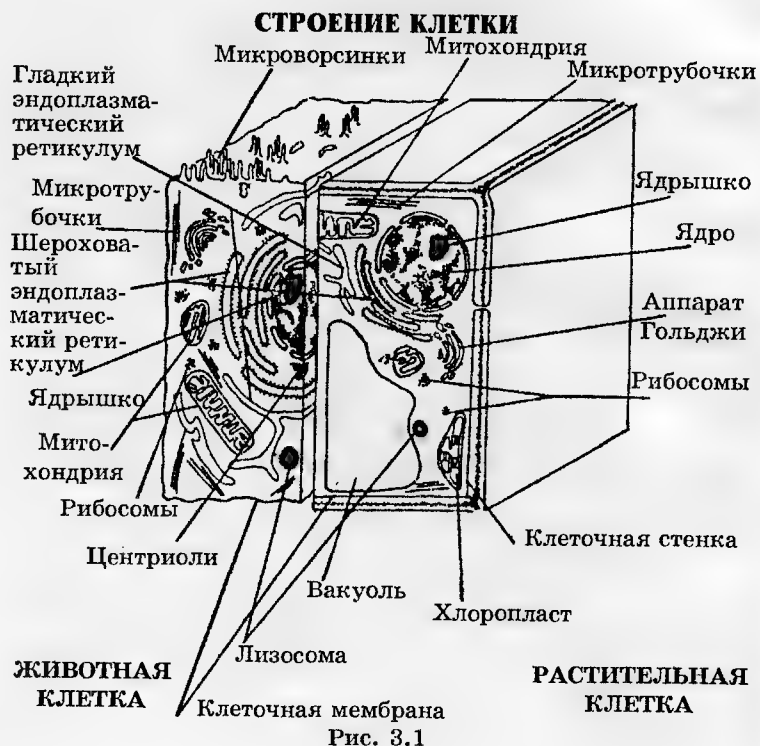
Основу современной биологии составляет *клеточная теория*, создание которой стало возможным после изобретения в 1590 г. микроскопа. Родоначальником ее считается Роберт Гук, который в 1665 г., используя микроскоп собственной конструкции, описал строение пробки и обнаружил, что оно сходно со строением других растительных тканей. Он впервые использовал термин «клетка» для описания ячеистой структуры ткани (англ. cell — ячейка, клетка). Вообще говоря, Гук наблюдал не сами клетки, а их клеточные стенки и ошибочно полагал, что это и есть живое вещество. В 70-х гг. XVII в. А. ван Левенгук открыл одноклеточные формы, он впервые описал клетки бактерий. Однако прошло полтора века прежде чем были сформулированы основные положения клеточной теории.

В 1838–1839 гг. немецкий ботаник М. Шлейден и зоолог Т. Шванн постулировали, что *клетка является структурной и функциональной единицей живых организмов*. Это означает, что все организмы состоят из одной или многих клеток и что функционирование организма в целом зависит от функционирования отдельных его клеток. Несколько лет спустя, в 1855 г., Рудольф Вирхов (немецкий ученый, основатель патологической анатомии) утверждает, что *каждая клетка образуется из клетки путем деления*. Это привело к осознанию того факта, что рост и развитие организмов связаны с делением клеток и их дальнейшей дифференцировкой с образованием тканей и органов. Дальнейшее развитие микроскопии и других методов исследования позволило более детально разработать эти положения. Стало ясно, что клетки растений и животных имеют общий план строения. Благодаря появлению в 30-х гг. XX столетия элек-

тронного микроскопа было изучено тонкое строение клеточных структур.

Перед тем как перейти к описанию строения клетки, остановимся на характеристике ее как системы на основе, предложенной А. Ленинджером.

1. Живая клетка — это способная к саморегуляции и самовоспроизведению изотермическая система органических молекул, извлекающая энергию и ресурсы из окружающей среды.
2. В клетке протекает большое количество последовательных реакций, регуляция скорости которых осуществляется самой клеткой.
3. Клетка поддерживает себя в стационарном динамическом состоянии, далеко от равновесия с окружающей средой.



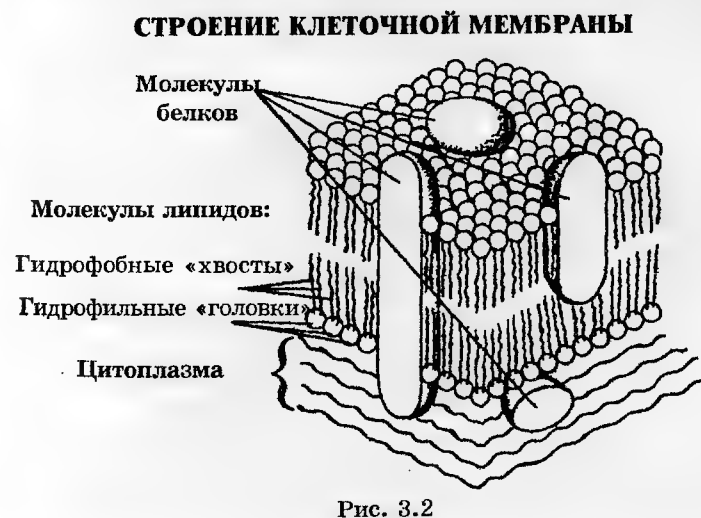
4. Клетки функционируют по принципу минимального расхода компонентов и процессов.
5. Клетка способна почти точно самовоспроизводиться.

Все клетки состоят из трех основных частей (рис. 3.1):

- плазматической мембраны, ограничивающей ее от окружающей среды;
- цитоплазмы, представляющей собой коллоидную систему, содержащую, наряду с неорганическими ионами, продукты пластического и энергетического обмена, органеллы, а также запасные вещества и различные включения;
- ядра (или в случае прокариот — нуклеоида), в котором находится генетический материал клетки.

3.2. Клеточные мембраны

Все биологические мембраны, в том числе и плазматическая, имеют общие свойства и структурные особенности. Они представляют собой двойной слой липидов, гидрофобные хвосты которых обращены внутрь, а гидрофильные головки — наружу. В него погружены на различную глубину белки; некоторые из них даже про-



низывают мембрану насквозь, контактируя при этом как с наружной, так и с внутренней средой клетки (они называются трансмембранными) (рис. 3.2.). Мембранные белки могут выполнять различные функции:

- ◆ транспорт определенных молекул;
- ◆ катализ реакций, ассоциированных с мембранами;
- ◆ поддержание структуры мембран;
- ◆ получение и преобразование сигналов из окружающей среды.

Не следует думать, что мембрана представляет собой жесткую структуру — большая часть белков и липидов, входящих в ее состав, способны перемещаться, главным образом в плоскости мембраны. Мембраны *асимметричны*, т. е. липидный и белковый состав обеих сторон различен. К тому же плазматические мембраны многих животных клеток имеют снаружи так называемый слой гликокаликса, состоящий из полисахаридов, прикрепленных к молекулам белка, и выполняющий, главным образом, сигнальную и рецепторную функции. Он играет важную роль в объединении клеток в ткани.

Наиболее важным свойством мембран является их *избирательная проницаемость*. Различные вещества обладают различной растворимостью в липидах, поэтому естественно, что биологические мембраны более проницаемы для незаряженных молекул. Однако скорости прохождения ряда веществ через мембрану не зависят от растворимости их в липидах. Установлено, что существует ряд механизмов, обеспечивающих проникновение веществ в клетку:

1. *Диффузия*. Вещество при этом перемещается через мембрану по диффузионному градиенту.
2. *Пассивный транспорт* или облегченная диффузия. В этом случае молекула-переносчик соединяется с перепосимой молекулой или ионом на одной стороне мембраны и «перетягивает» его на другую. Пассивный транспорт может осуществляться и через формируемые молекулами белков особые каналы, пропускающие вещества только определенного типа. Перенос веществ здесь также осуществляется по градиенту концентрации.

3. *Активный транспорт*. Этот механизм сопряжен с затратами энергии и служит для переноса молекул против их градиента концентрации. Он осуществляется белками-переносчиками, образующими так называемые насосы, наиболее изученным из которых является Na^+/K^+ -насос в клетках животных, активно выкачивающий ионы Na^+ наружу, поглощая при этом ионы K^+ . Благодаря этому в клетке поддерживается большая концентрация K^+ и меньшая Na^+ , чем в окружающей среде. На этот процесс затрачивается энергия АТФ. В растительных клетках примером активного транспорта может служить водородная помпа.
4. *Эндо- и экзоцитоз* — поглощение веществ путем окружения их выростами плазматической мембраны, формирующими в дальнейшем пузырьки, отшнуровывающиеся от плазмалеммы. При этом различают *фагоцитоз* (поглощение твердых частиц) и *пиноцитоз* (поглощение жидкого материала). Экзоцитоз — выделение веществ из клетки — осуществляется в обратном порядке.

3.3. Цитоплазма и ее органеллы

Внутреннее содержимое клетки представлено цитоплазмой и расположенными в ней *органоидами* (или *органеллами*). Цитоплазма создает условия для осуществления физиологических реакций клетки и протекания биохимических процессов. Такое свойство цитоплазмы, как *буферность*, позволяет клетке осуществлять свою жизнедеятельность и поддерживать внутреннее постоянство среды при изменениях внешней, а *постоянное движение* — осуществлять связь между органоидами.

3.3.1. Основные органеллы клеток

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) — система мембран, формирующих цистерны и каналы, разделяющие цитоплазму клетки на изолированные пространства или компартменты. Это необходимо главным образом для

того, чтобы разделить множество параллельно идущих реакций. Мембраны ЭР служат местом протекания биосинтетических процессов. Выделяют шероховатый (ШЭР) и гладкий ЭР. Мембраны ШЭР содержат на своей поверхности рибосомы, на которых синтезируются белки, и представляют собой совокупность уплощенных мешочков. Строение гладкого ЭР ближе к трубчатому и одна из основных его функций — синтез липидов. Помимо этого, каналы ЭР служат внутриклеточной системой переноса и распределения веществ. В зависимости от функционального состояния клетки мембраны ЭР подвергаются процессам сборки и разборки. Кроме того, эндоплазматическая сеть служит местом образования цистерн аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи (пластинчатый комплекс) представляет собой стопку из 5—30 уплощенных канальцев (цистерн) и связанных с ними пузырьков. Часто при описании трехмерной структуры аппарата Гольджи говорят, что он напоминает стопку блинов (рис. 3.3). У него выделяют наружную, обращенную к плазмалемме, и внутреннюю, соединенную с ЭР, поверхности. Функция данного органоида — транспорт и химическая модификация поступающих в него веществ. Кроме того, пластинчатый комплекс содержит собственные системы синтеза сложных углеводов из простых сахаров. Аппарат Гольджи представляет собой динамическую структуру, участвующую в потоке клеточных мембран. Он является промежуточным звеном между мембранами ЭР и плазмалеммой (наружная часть комплекса расходуется в процессе отщипывания пузырьков, а внутренняя постепенно формируется эндоплазматическим ретикулумом).

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ

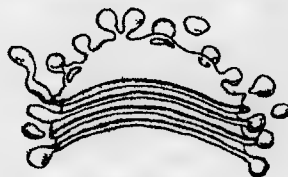


Рис. 3.3

Рибосомы — мелкие органеллы, представленные глобулярными частицами диаметром порядка 20 нм, состоящими из двух субъединиц неравного размера — большой и малой. В состав рибосом входят белки и рибосомальная РНК (рРНК), синтезируемая в ядрышке. Рибосомы могут либо свободно находиться в цитоплазме, либо прикрепляться к ЭР. На них происходит синтез белковых молекул (см. синтез белка).

Митохондрии — в большинстве случаев палочковидной формы органоиды, размером несколько мкм. Их содержимое — матрикс, окружено двумя мембранами. Внутренняя образует многочисленные гребневидные складки, называемые кристами (рис. 3.4). Митохондрии содержат мультиферментные системы, рибосомы и небольшое количество ДНК, чаще всего в виде кольцевых молекул. Митохондрии называют «энергетическими станциями» клетки, так как в них образуются молекулы АТФ, аккумулирующие энергию в виде химических связей. Митохондрии способны размножаться путем деления или отщипывания мелких фрагментов. Количество их в клетке зависит от функционального состояния и энергетических потребностей.

СТРОЕНИЕ МИТОХОНДРИИ



Рис. 3.4

Лизосомы — мембранные пузырьки, содержащие литические ферменты гидролазы — протеазы, липазы, фосфатазы. Ферменты лизосом могут переваривать как поступившие в клетку путем эндоцитоза продукты, так и отдельные составные части клетки (а иногда ее цели-

ком — автолиз). Лизосомы, отшнуровывающиеся от аппарата Гольджи, куда поступают ферменты, синтезированные в ЭР, называются *первичными* лизосомами. Они могут сливаться с пузырьками эндоцитоза или мембранами, окружающими ненужную структуру, образуя *вторичные* лизосомы, в которых происходит процесс переваривания и лизис содержащихся в них продуктов.

Пероксисомы, или *микротельца* — содержат фермент каталазу, катализирующий разложение пероксида водорода на воду и кислород. Окружены одинарной мембраной, имеют диаметр 0,3—1,5 мкм.

Микротрубочки — трубчатые структуры цитоплазмы, состоящие из субъединиц глобулярного белка тубулина, диаметром 10—25 нм. В клетке может происходить их сборка и разборка (например, при образовании веретена деления). Микротрубочки выполняют ряд функций, главными из которых являются: образование внутреннего каркаса, поддержание формы, образование нитей веретена деления. Кроме того, они могут служить направляющими при перемещении различных органелл, входить в состав ресничек и жгутиков.

Микрофиламенты — еще более тонкие, чем микротрубочки, нитевидные структуры (их диаметр около 7 нм), также состоящие из субъединиц белка (в основном актина) и подвергающиеся постоянной сборке-разборке. Микрофиламенты участвуют в создании тока цитоплазмы, процессах движения клеток, а также эндо- и экзоцитозе.

Центриоли (у животных клеток) — мелкие полые цилиндры (длиной 0,4 мкм и около 0,2 мкм в диаметре), состоящие из 9 триплетов микротрубочек. В клетке 2 таких цилиндра, располагающихся перпендикулярно друг к другу, лежат недалеко от ядра. При делении ядра эти структуры удваиваются и играют роль центров организации сборки нитей веретена.

Описанные структуры, за исключением центриолей, характерны как для животных, так и для растительных клеток. Тем не менее между животными и растительными клетками существует ряд различий (см. рис. 3.1 на с. 70 и табл. 3.1 на с. 93).

3.3.2. Структуры, свойственные растительным клеткам

Вакуоли представляют собой наполненные жидкостью мембранные мешочки. Мембрана вакуоли растительной клетки называется *тонопластом*, а содержимое — *клеточным соком*, в котором могут находиться запасные питательные вещества, растворы пигментов, отходы жизнедеятельности, гидролитические ферменты и даже яды. Роль вакуолей в жизни растительных клеток очень велика, так как они участвуют в создании осмотического давления клетки и поддерживают ее тургорность.

Клеточная стенка. Окружает плазматическую мембрану растительной клетки. Состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс клеточной стенки, представленный главным образом пектинами и гемицеллюлозой. Пористость позволяет клеточной стенке пропускать воду и небольшие молекулы, а ее жесткость обеспечить клетке механическую опору и защиту. Способность пропускать воду и минеральные соли делают ее важным звеном транспорта этих веществ в теле растения. Смежные клеточные стенки двух клеток имеют мелкие поры, образуя так называемые *плазмодесмы*, через которые осуществляется контакт цитоплазм обеих клеток.

Пластиды — органеллы, окруженные оболочкой, состоящей из двух мембран. Образуются из пропластид — мелких телец, находящихся в меристематических клетках корней и побегов. В пластидах различают более или менее развитую мембранную систему и внутреннее содержимое, представленное гомогенным веществом, — стро-му. По типу содержащихся в них пигментов пластиды делятся на хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Хлоропласты — органеллы, в которых протекает процесс фотосинтеза, имеют хорошо развитую внутреннюю мембрану, формирующую систему плоских пузырьков или *тилакоидов*, которые обычно собраны в стопки (*граны*), напоминающие стопки монет (рис. 3.5). В мембранах тилакоидов содержатся зеленые пигменты хлорофиллы, а также каротиноиды. В стромах хлоропластов могут находиться липидные капли и зерна крахмала. Как и митохондрии,

хлоропласты содержат рибосомы и собственную ДНК и обладают способностью делиться. Помимо основной функции этих пластид (осуществление фотосинтеза) они участвуют в синтезе аминокислот и жирных кислот и служат хранилищем временных запасов крахмала.

СТРОЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТА



Рис. 3.5

Хромопласты — пластиды, содержащие пигменты каротиноиды, придающие им красную, желтую и оранжевую окраску. Могут развиваться из хлоропластов, которые при этом теряют хлорофилл и внутренние мембранные структуры и накапливают каротиноиды. Эти явления происходят при созревании плодов. В цветках яркая окраска хромопластов может служить для привлечения насекомых.

Лейкопласты — непигментированные, и следовательно, бесцветные пластиды. Некоторые из них синтезируют и накапливают крахмал (амилопласты), другие способны к образованию и запасанию липидов и белков (элайопласты и протеинопласты). На свету лейкопласты могут превращаться в хлоропласты.

3.4. Ядро

От остальной цитоплазмы ядро отделено оболочкой, состоящей из двух слоев плазматической мембраны. Наружная мембрана переходит непосредственно в эндоплазматический ретикулум. Кариоплазма — внутреннее

содержимое ядра — представлена гелеобразным матриксом, в котором располагаются хроматин и одно или несколько ядрышек.

Хромосомы представляют собой молекулы ДНК, связанные с белками. Хромосомы хорошо видны в световой микроскоп в период деления клетки, а именно в метафазу. Все гены, кроме ответственных за расхождение хромосом, на этой стадии «выключены». Участок хромосомы, где они расположены, хорошо виден — на этом месте расположена первичная перетяжка (центромера), разделяющая хромосому на два плеча. В зависимости от того, где располагается центромера, выделяют 3 морфологических типа хромосом:

- а) равноплечие — центромера расположена в середине;
- б) неравноплечие — центромера сдвинута в сторону одного из концов хромосомы;
- в) палочковидные — центромера расположена почти на конце хромосомы.

У некоторых хромосом можно обнаружить вторичную перетяжку — ядрышковый организатор. В этом районе расположены гены, кодирующие все рРНК.

Хромосомы и хроматиды

Хромосома представляет собой комплекс одной (!) молекулы ДНК с белками. В интерфазе гены, входящие в состав хромосомы, находятся в «рабочем» состоянии — экспрессируются. Поэтому на этой стадии клеточного цикла хромосомы видны в микроскоп в виде расплывчатых пятен. В конце интерфазы каждая молекула ДНК реплицируется, но дочерние ДНК не расходятся, а остаются соединенными в районе центромеры. В дальнейшем, спирализуясь, такие пары хромосом становятся четко видны в метафазе деления.

По историческим причинам возникла некоторая путаница с определением понятия «хромосома». Часто хромосомой называют структуру, наблюдаемую в метафазе. Такая метафазная хромосома, по сути, состоит из двух хромосом. Каждая же составная метафазной хромосомы была названа хроматидой.

Иногда вместо термина «хромосома» используют термин «хроматин»; оба термина являются синонимами. Выделяют две формы хроматина. *Эухроматин* представляет собой активно работающую и потому не спирализованную ДНК, невидимую в световой микроскоп. *Гетерохроматин* — не экспрессирующаяся конденсированная ДНК, видимая в световой микроскоп в виде глыбок, расположенных главным образом по периферии ядра.

Ядрышко — сферическая структура, ее функция — синтез РНК, из которой состоят рибосомы. Транспорт рРНК в цитоплазму происходит через *ядерные поры* — отверстия в ядерной оболочке, посредством которых осуществляется контакт кариоплазмы с содержимым клетки.

Главными функциями ядра являются:

1. Хранение генетической информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления.
2. Контроль жизнедеятельности клетки путем определения, какие белки и в каких количествах должны синтезироваться.

3.5. Прокариотические клетки

Все клетки, имеющие ядра, называются эукариотическими. К ним относятся клетки растений, животных и грибов. Однако есть группа организмов (в нее входят бактерии и синезеленые водоросли), клетки которых не имеют оформленного ядра и генетический материал в них, представленный кольцевой молекулой ДНК, располагается непосредственно в цитоплазме. Эта часть клетки носит название «*нуклеоид*». Прокариотические клетки гораздо меньше эукариотических. Как и растительные, клетки прокариот имеют клеточную стенку, однако веществом, придающим им прочность, является *муреин*, а не целлюлоза. Помимо этого клеточная стенка может быть покрыта капсулой из слизистого вещества, как у кишечной палочки (*Escherichia coli*). Клетки бактерий и синезеленых водорослей не имеют мембранных органелл, присущих эукариотам (ЭР, комплекса Гольджи, митохондрий, пластид, лизосом). Един-

ственной внутренней мембранной структурой является *мезосома*, о функциональном значении которой нет единого мнения. Полагают, что она участвует в процессах дыхания. Рибосомы прокариот более мелкие и по размеру совпадают с рибосомами митохондрий и пластид. Этот факт, а также наличие в пластидах и митохондриях собственной кольцевой ДНК и их способность делиться послужили основой для *симбиотической гипотезы* возникновения эукариот. Согласно этой гипотезы, в прошлом митохондрии и пластиды являлись самостоятельными прокариотами, перешедшими позднее к эндосимбиозу с другими клеточными организмами. Основные различия клеток про- и эукариот приведены в таблице 3.2 (см. на с. 94).

3.6. Жизненный цикл клетки

Вспомним еще одно положение клеточной теории: «*Каждая клетка из клетки*». При делении одноклеточного организма из него образуются два новых. Многоклеточный организм начинает свое развитие с одной-единственной клетки и формируется в результате многочисленных делений клеток.

Процесс деления ядра клетки и ее тела, при котором дочерние клетки получают генетический материал, идентичный тому, который содержался в материнской, называется *митозом*. Иногда под термином «митоз» подразумевают только деление ядра (*кариокинез*), отдельно говоря о делении цитоплазмы и процессе образования двух клеток — *цитокинезе*. Промежуток между делениями клетки носит название *интерфазы*, которая вместе с митозом составляет клеточный цикл (рис. 3.6)

Продолжительность клеточного цикла зависит от типа клетки, ее функционального состояния и условий среды. Интерфаза состоит из трех периодов, обозначаемых: G1, S, G2. Период G1 (пресинтетический) начинается непосредственно после митоза. В это время увеличивается объем цитоплазмы и количество органелл, происходит рост клетки после деления, а также синтезируются вещества, которые ингибируют или стимулируют

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

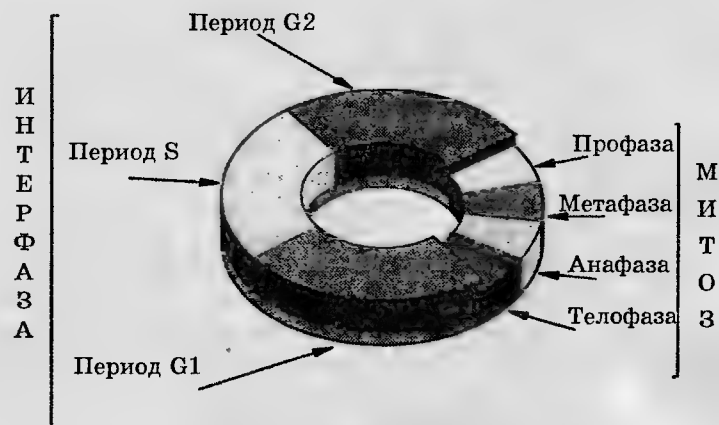


Рис. 3.6

наступление периода S. Период S (синтетический) характеризуется удвоением генетического материала (репликация ДНК), синтезом белковых молекул, с которыми связывается ДНК, и превращением каждой хромосомы в две хроматиды. В периоде G2 (постсинтетический) усиливаются процессы биосинтеза, происходит деление митохондрий и хлоропластов, накапливаются энергетические запасы клетки, удваиваются центриоли и формируются компоненты нитей веретена.

Затем наступает первая фаза митоза (рис. 3.7) — **профаза**. Хромосомы сильно спирализуются. В животных клетках, а также в клетках низших растений центриоли расходятся к полюсам клетки. К концу профазы распадается ядерная оболочка, исчезают ядрышки и формируется веретено деления.

После этого начинается **метафаза**. Хромосомы, состоящие из двух хроматид, прикрепляются своими центромерами к нитям веретена деления таким образом, что все они располагаются в экваториальной плоскости.

В **анафазе** каждая центромера делится и нити веретена растягивают отделившиеся друг от друга хроматиды, которые называются теперь дочерними хромосомами, к противоположным полюсам.

СХЕМА МИТОЗА ЖИВОТНОЙ КЛЕТКИ

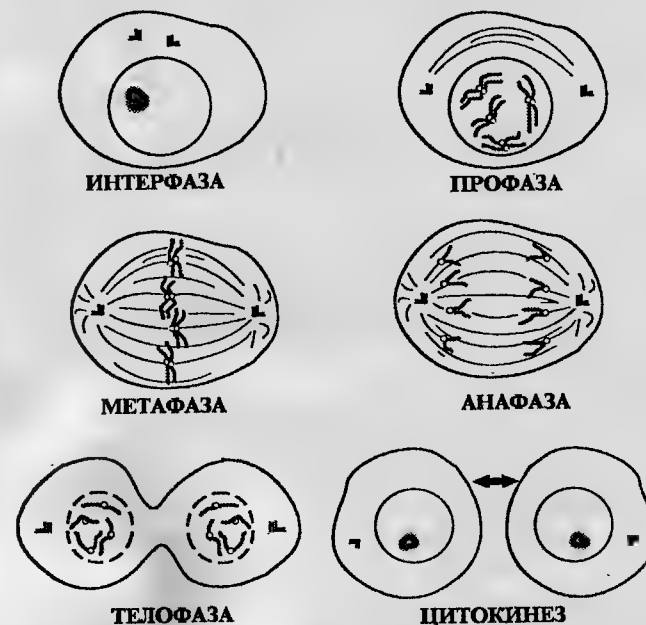


Рис. 3.7

Наконец, наступает **телофаза** — дочерние хромосомы достигают полюсов клетки, деспирализуются, нити веретена деления разрушаются, вокруг хромосом образуется ядерная оболочка, ядрышки восстанавливаются. Два образовавшихся ядра генетически идентичны.

После этого следует **цитокинез**. У большинства организмов происходит инвагинация клеточной мембраны таким образом, что образуется непрерывная борозда, опоясывающая клетку, которая делится «перетяжкой». У растений и некоторых водорослей клетки делятся с образованием клеточной пластинки или перегородки, которая закладывается между двумя ядрами в цитоплазме и растет до тех пор, пока не достигнет оболочки делящейся клетки. Органоиды распределяются более или менее равномерно между двумя дочерними клетками.

Благодаря митозу достигается генетическая стабиль-

ность, увеличивается число клеток в организме, и за счет этого происходит его рост. Кроме того, возможны явления регенерации и бесполого размножения у некоторых организмов.

3.7. Специализация клеток и организация их в ткани

Несмотря на то, что клетки многоклеточного организма имеют одинаковый набор хромосом и генов, они не только могут быть весьма разнообразными по форме, но и обладать различными особенностями строения, сильно отличаясь от той «обобщенной» клетки, с описанием которой вы познакомились.

Приобретение клетками индивидуальных различий в ходе развития (дифференцировка) приводит к формированию у большинства многоклеточных организмов систем тканей (гистогенез) и образованию органов (органогенез). При этом не все клетки сохраняют способность делиться. Очень часто способность к делению обратно пропорциональна степени дифференцировки клетки (однако это правило имеет много исключений). Вопрос о том, каким образом клетки, имеющие одинаковое происхождение, становятся такими разными, до сих пор не имеет ответа.

Совокупность структурно сходных клеток, а также связанных с ними межклеточных веществ, объединенных выполнением определенных функций, называется тканью. Если ткань состоит из клеток одного типа, то говорят о простой ткани, а если из двух или нескольких — о сложной. Обычно клетки ткани имеют общее происхождение.

3.7.1. Ткани растений

Ткани растений делят на временные и постоянные.

Временные ткани, или меристемы

Временные, или *меристемы*, состоят из активно делящихся клеток. Часть клеток меристемы сохраняет способность делиться (инициальные), а часть постепенно

дифференцируется, превращаясь в клетки различных постоянных тканей. Меристемы классифицируют по их расположению в теле растения.

1. Апоикальные меристемы. Расположены на верхушках осевых органов (корня или побега) и обеспечивают рост тела в длину.
2. Латеральные (боковые) меристемы. Образуют в теле растения своеобразные цилиндры, за счет их активности осевые органы растут в толщину. К латеральным меристемам относятся прокамбий, перикцикл, камбий и феллоген.
3. Интеркалярные (вставочные) меристемы. Могут располагаться в междоузлиях, у основания черешков листьев.
4. Раневые меристемы. Образуются в местах повреждения растений и дают начало каллусу, состоящему из однородных паренхимных клеток.

Постоянные ткани

1. Основные ткани. Состоят из живых паренхимных клеток разнообразной формы (округлой, эллиптической, цилиндрической и т. д.), в основном имеющих тонкие клеточные стенки. Относительно мало дифференцированные клетки паренхимы заполняют пространство между более специализированными клетками и составляют большую часть тела растения. В зависимости от выполняемой функции различают разные виды паренхимы.

- ♦ Хлоренхима — в клетках этой ткани осуществляется фотосинтез, они содержат много хлоропластов.
- ♦ Запасаящая паренхима, в клетках которой накапливаются продукты метаболизма.
- ♦ Аэренхима (встречается у некоторых видов болотных растений) — имеет значительно развитые межклетники, обеспечивает растения кислородом.

Также клетки паренхимы играют важную роль в транспорте веществ по растению. У травянистых растений они выполняют функцию опоры.

2. Покровные ткани. Располагаются на границе с внешней средой. Клетки этого типа тканей плотно при-

мыкают друг к другу, обеспечивая механическую защиту организма, а также выполняя функцию регуляции испарения и газообмена. К ним относятся: *Эпидерма*, покрывающая листья и молодые побеги, чаще всего представлена одним слоем клеток. У наземных частей растения стенки клеток эпидермы покрыты кутикулой, состоящей из кутина и воска и предохраняющей растение от потерь воды.

Ризодерма (или *эпиблема*) — однослойная покровная ткань корня. Через нее происходит поглощение воды и минеральных солей из почвы.

Перидерма — вторичная покровная ткань. Состоит из пробки (представлена мертвыми клетками, стенки которых пропитаны суберином, придающим им прочность), и феллодермы (живых паренхимных клеток). Перидерма образуется из феллогена, откладывающего кнаружи клетки пробки, впоследствии умирающие, а внутрь — феллодерму.

3. Механические ткани (*колленхима* и *склеренхима*) обеспечивают прочность органов растения. Главной их особенностью является наличие утолщенных клеточных стенок. *Колленхима* с живыми, вытянутыми клетками, с неравномерно утолщенными стенками располагается обычно недалеко от эпидермы, встречается в тяжах вдоль жилок листьев. Клетки колленхимы не препятствуют росту органов растения в длину, так как сами способны к росту. *Склеренхима* представлена волокнами (клетками вытянутой формы) и склереидами (сферическими клетками). И те и другие имеют равномерно утолщенные стенки. Отложения лигнина в клеточных стенках придают им повышенную прочность. Созревание клеток склеренхимы происходит после того, как закончится рост окружающих их клеток, поскольку в зрелом состоянии они мертвы и не способны вытягиваться.

4. Проводящие ткани. Основное их назначение — транспорт по растению питательных веществ. Клетки *ксилемы* проводят воду и минеральные вещества от корня к вышележащим органам растения и создают так называемый восходящий ток. Они имеют вытянутую

форму, в зрелом состоянии лишены цитоплазмы, а их клеточные стенки содержат поры. Располагаясь одна за другой, клетки ксилемы образуют непрерывные «трубки» — сосуды. Лигнин, откладывающийся в клеточных стенках, позволяет выполнять клеткам ксилемы еще и опорную функцию.

Нисходящий ток органических веществ, образование которых происходит в листьях, по направлению к корню, осуществляется по ситовидным элементам *флоэмы*. Ситовидные трубки образованы живыми вытянутыми клетками (без ядра или только с его остатками), расположенными друг за другом. За счет того, что клеточные стенки на концах клеток имеют перфорацию, цитоплазмы соседних элементов сообщаются, образуя единую систему, по которой транспортируются питательные вещества. Членики ситовидных трубок обычно сопровождаются паренхимными клетками-спутницами, участвующими в транспорте веществ в ситовидные трубки и из них.

В состав как ксилемы, так и флоэмы входят клетки механической ткани, придающие им прочность.

Более подробно расположение той или иной ткани в теле растения будет рассмотрено в разделе, посвященном строению высших растений.

3.7.2. Ткани животных

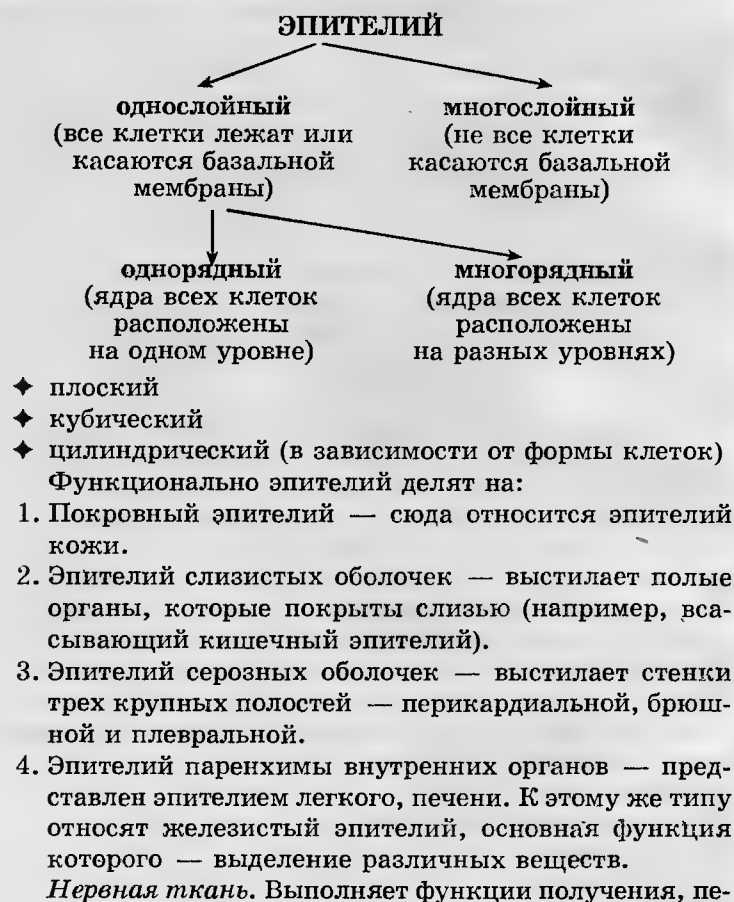
У высших животных выделяют 4 типа тканей:

- ◆ эпителиальную;
- ◆ мышечную;
- ◆ нервную;
- ◆ ткани внутренней среды.

Эпителиальная ткань является пограничной и покрывает организм снаружи, а также выстилает многие полости и органы, входит в состав печени, легких, различных желез. Основные функции, выполняемые эпителиальной тканью:

- ◆ защитная;
- ◆ трофическая (питательная);
- ◆ покровная;
- ◆ секреторная.

Клеточные элементы обычно располагаются в виде пласта и обладают высокой способностью к регенерации. Одной из особенностей клеток эпителия является их полярность (различают апикальную, или верхнюю, и базальную, или нижнюю, части). В эпителиальной ткани нет кровеносных сосудов, и ее питание осуществляется диффузно через базальную пластину, состоящую из переплетения коллагеновых волокон, образуемых нижележащими тканями. Морфологическая классификация эпителия основана на форме клеток и особенности их расположения относительно друг друга:



реработки, хранения и передачи информации, поступающей из внешней среды и от внутренних органов. Она обеспечивает регуляцию и согласование деятельности всех систем организма. Из нервной ткани состоят головной и спинной мозг, нервные ганглии и волокна. Клеточные элементы нервной ткани — нейроны и клетки глии.

Нейроны состоят из тела клетки и отростков двух типов — аксонов и дендритов. Аксон (он всегда один) в длину может достигать 1,5 м, не ветвится, проводит нервный импульс от тела клетки к концевому отделу. Дендриты — короткие, относительно толстые и сильно ветвящиеся отростки (у клетки их обычно несколько), проводят импульсы к телу клетки (рис. 3.8).

Нервные клетки соединяются друг с другом при помощи синапсов. Синапс — это место контакта двух ней-

СТРОЕНИЕ НЕЙРОНА

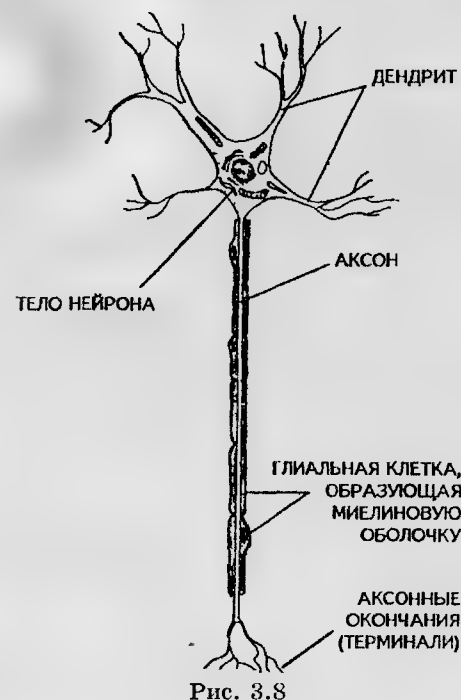


Рис. 3.8

ронов, в котором может осуществляться передача нервного импульса от одной клетки к другой. Он состоит из *пре- и постсинаптической* частей, контактирующих между собой при помощи *пре- и постсинаптической мембран*, разделенных синаптической щелью. В зависимости от механизма передачи нервного импульса различают *химические* и *электрические синапсы*. Чаще всего встречается первый тип (рис. 3.9). Пресинаптическая часть такого контакта содержит везикулы с веществом (нейромедиатором), которое при поступлении импульса способно высвобождаться в синаптическую щель и воздействовать на постсинаптическую мембрану, вызывая изменение ее проницаемости и, как следствие, мембранного потенциала.

Синапсы могут быть *возбудительными* и *тормозными*. Наиболее типичными являются аксодендритические (аксон образует синапс на дендрите) и аксосоматические (аксон имеет окончание на теле клетки) синапсы, хотя встречаются и другие типы. По положению, занимаемому в рефлекторной дуге, нейроны делятся на:

1. Афферентные (или рецепторные) — получают информацию извне;
2. Эфферентные (или эффекторные, двигательные, мотонейроны — это все синонимы) — передают импульс на рабочий орган;
3. Ассоциативные (или вставочные) — являются промежуточным звеном между афферентными и эфферентными.

Глия выполняет вспомогательные функции:

- ◆ опорную
- ◆ изолирующую;
- ◆ трофическую;
- ◆ защитную.

Ее клетки могут формировать вокруг аксонов миелиновые оболочки, благодаря которым обеспечивается изолированное проведение импульса по нервному волокну и увеличивается скорость его передачи (см. рис. 3.8).

Мышечная ткань. Основные свойства мышечной ткани — возбудимость, проводимость, сократимость. В организме имеется 3 типа мышечной ткани:

- ◆ поперечно-полосатая мускулатура;
- ◆ гладкая мускулатура;

СХЕМА СТРОЕНИЯ ХИМИЧЕСКОГО СИНАПСА

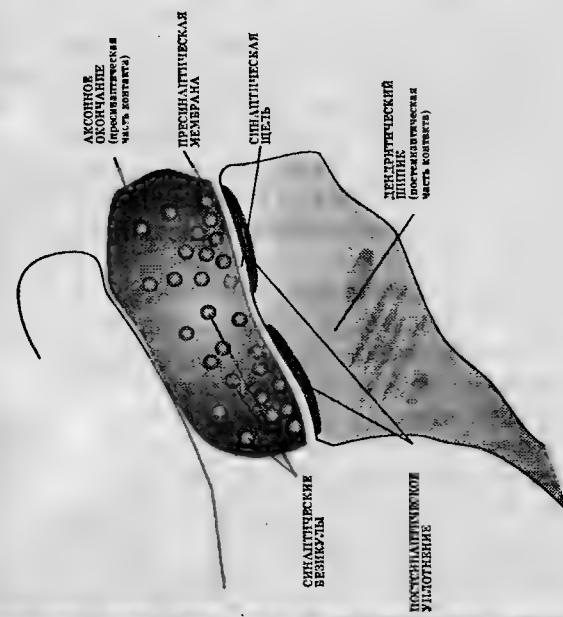
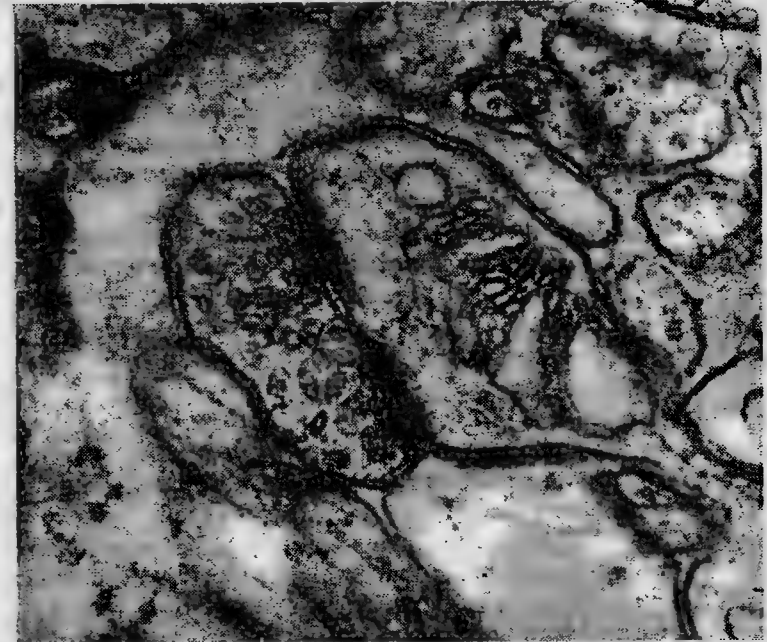


Рис. 3.9

Слева: Электронная микрофотография химического синапса, образованного аксонным окончанием на дендритическом шипике. Видны две активные зоны, сформированные пре- и постсинаптической частями контакта.



♦ сердечная мышца.

Поперечно-полосатые (произвольные) мышцы образуют всю скелетную мускулатуру, а также мышцы глотки, языка, начальной части пищевода. Структурная и функциональная единица поперечно-полосатой мышцы — мышечное волокно — длинная многоядерная клетка, имеющая поперечную исчерченность. Клетки этого типа получают импульсы от двигательных нейронов спинного и головного мозга.

Гладкие мышцы составляют мускулатуру внутренних органов, кровеносных и лимфатических сосудов. Клетки имеют веретеновидную форму, содержат одно ядро и не имеют поперечной исчерченности. Иннервируются вегетативной нервной системой. Гладкие мышцы осуществляют относительно медленные движения и длительные тонические сокращения.

Сердечная мышца, как и поперечно-полосатые мышцы, имеет исчерченность, но в отличие от последних не поддается произвольному управлению и обладает автоматией. Клетки сердечной мышцы соединены друг с другом при помощи особых отростков (вставочных дисков) и образуют единую функциональную единицу, отвечающую на раздражение по принципу «все или ничего» (т. е. пороговая сила раздражителя вызывает сократительную реакцию всех мышечных элементов), в то время как скелетные мышцы содержат множество независимых сократительных волокон.

Ткани внутренней среды. К ним относятся кровь, лимфа (их состав и функции будут описаны в главе, посвященной человеку) и соединительная ткань, которая делится на:

- ♦ собственно соединительную;
- ♦ хрящевую;
- ♦ костную.

Соединительная ткань характеризуется тем, что наряду с клеточными элементами содержит большое количество *межклеточного вещества*, представленного *волокнистыми структурами*, образованными фибриллярными белками (коллагеном, эластином и др.), и *основным веществом*. Функции соединительной ткани:

- ♦ опорная;
- ♦ трофическая;
- ♦ защитная.

Из собственно соединительной ткани образованы прослойки внутренних органов, подкожная клетчатка, связки, сухожилия и т. д.

Хрящевая ткань образует 3 типа хряща:

- ♦ гиалиновый (суставные поверхности);
- ♦ волокнистый (межпозвоночные диски);
- ♦ эластический (ушная раковина, надгортанник).

Прочность костной ткани обусловлена отложением в ней нерастворимых солей кальция. Костная ткань помимо указанных функций *принимает участие в минеральном обмене*.

Таблица 3.1
Основные различия животной
и растительной клеток

	Растительная клетка	Животная клетка
Клеточная стенка	Есть	Нет
Межклеточные контакты	Плазмодесмы	Десмосомы (щелевые контакты)
Гликокаликс	Нет	Есть
Пластиды	Есть	Нет
Вакуоли	Есть. Причем часто занимают центральное положение, оттесняя остальные органоиды к периферии клетки	У некоторых есть мелкие пищеварительные и сократительные (не аналогичны вакуолям растительных клеток)
Микроворсинки	Нет	Есть
Центриоли	Нет	Есть
Гранулы гликогена	Нет	Есть
Зерна крахмала	Есть	Нет

Примечание. «Есть» не означает, что абсолютно все растительные или животные клетки имеют данную структуру.

Таблица 3.2

Основные различия клеток прокариот и эукариот

	Прокариоты	Эукариоты
Клеточная стенка	Есть. Прочность придает муреин	Есть у растений (прочность придает целлюлоза) и грибов (упрочняющее вещество — хитин)
Капсула или слизистый слой	Есть у некоторых бактерий	Нет
Ядро	Нет. Имеется нуклеоид — часть цитоплазмы, где содержится ДНК, не окруженный мембраной	Имеет оболочку из двух мембран, содержит одно или несколько ядрышек.
Генетический материал	Кольцевая молекула ДНК, не связанная с белками	Линейные молекулы ДНК, связанные с белками, организованы в хромосомы
ЭР, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии	Нет	Есть
Мезосомы	Есть	Нет
Рибосомы	Есть. Более мелкие, чем у эукариот	Есть
Жгутики	Если есть, то не имеют микротрубочек и не окружены плазматической мембраной. d 20 нм	Если есть, то имеют микротрубочки, окружены плазматической мембраной. d 200 нм
Размеры	Диаметр в среднем 0,5—5 мкм	Диаметр обычно до 40 мкм

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

цитология, клетка, прокариоты, эукариоты, цитоплазма, цитоплазматическая мембрана, клеточная стенка, простая диффузия, облегченная диффузия, пассивный транспорт, активный транспорт, эндоцитоз, экзоцитоз, органоиды, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрия, пластида, рибосома, пероксисома, центриоль, вакуоль, микротрубочка, ядро, ядрышко, нуклеоид, интерфаза, митоз,

профаза, метафаза, анафаза, телофаза, цитокинез, клеточный цикл, гистология, ткань, меристема, паренхима, хлоренхима, аэренхима, склеренхима, колленхима, эпидерма, ризодерма, перидерма, ксилема, флоэма, эпителий, нейрон, аксон, дендрит, синапс, нервная ткань, мышечная ткань, соединительная ткань, покровная ткань.

Дайте ответы на вопросы:

1. Что изучают цитология и гистология?
2. Что такое клетка?
3. Назовите основные положения клеточной теории М. Шлейдена и Т. Шванна. Почему клеточная теория имеет общепризнанный смысл?
4. Какие особенности, по мнению А. Ленинджера, позволяют считать клетку системой?
5. Каково строение клеточной мембраны?
6. Как осуществляется трансмембранный транспорт?
7. Назовите и охарактеризуйте основные клеточные оргanelлы.
8. Какие оргanelлы имеются в растительных клетках, но отсутствуют в животных клетках? С чем это связано?
9. Почему в клетках прокариот отсутствуют основные двумембранные оргanelлы (митохондрии, пластиды)? Существует ли гипотеза, объясняющая этот факт?
10. Что такое жизненный цикл клетки? Назовите его основные этапы.
11. Что происходит в интерфазе?
12. Назовите основные фазы митоза. Что происходит в каждой фазе митоза?
13. Что такое «ткань»? Почему это понятие применимо к многоклеточным и неприменимо к одноклеточным и колониальным формам?
14. Назовите основные типы животных тканей. Каковы их строение и функции?
15. Назовите основные типы растительных тканей и основные подходы к их классификации.

Глава 4. Размножение и индивидуальное развитие организмов

Размножение — это способность живых существ воспроизводить себе подобных. При этом обеспечивается непрерывность и преемственность жизни. Преемственность определяется тем, что в процессе размножения генетический материал передается от родителей к потомству, в результате родительские признаки в той или иной степени проявляются и у дочерних организмов.

Благодаря размножению более или менее крупные группы особей (например, популяции и виды) могут существовать на протяжении довольно длительного времени, так как снижение их численности вследствие естественной гибели особей компенсируется за счет постоянного воспроизведения организмов и замещения умерших вновь родившимися.

С момента рождения до смерти организмы проходят длительный путь развития и претерпевают последовательный ряд изменений на самых различных уровнях организации. Поскольку такие изменения характерны для каждой отдельно взятой особи (индивидуума), они являются индивидуальными, а весь процесс развития определяется как индивидуальное развитие организмов, или онтогенез.

Принято различать 2 основных типа размножения: бесполое и половое.

Обычно процесс полового размножения осуществляется двумя физиологически различными особями — женской и мужской. Они формируют особые половые клетки (гаметы), при слиянии которых образуется зигота. В результате такого слияния геномы родителей смешиваются, поэтому потомки генетически отличаются от

каждого из родителей и друг от друга. Существование особых механизмов рекомбинации наследственного материала обеспечивает генетическое разнообразие, что имеет определяющее значение для действия естественного отбора, т. е. «отбора» наиболее приспособленных особей, способных не только выживать в данных условиях обитания, но и оставлять после себя потомство.

В процессе бесполого размножения участвует только одна особь. В данном случае образования гамет не происходит. Организм может либо просто разделяться на две или более частей, либо формировать специальные структуры, из которых восстанавливаются новые индивиды, генетически идентичные материнской особи. Явление бесполого размножения с позиции эволюционного процесса менее выгодно по сравнению с половым, так как при этом отсутствуют механизмы, обеспечивающие генетическую изменчивость. Единственным ее источником в данном случае являются случайные мутации. Правда, с другой стороны, способ бесполого размножения обеспечивает более высокую продуктивность процесса.

Различия между бесполом и половым размножением существуют на уровне всего комплекса явлений индивидуального развития. Дело в том, что в случае бесполого размножения возможно определить момент образования особи в результате деления исходной материнской, но нельзя установить момент ее смерти. В случае одноклеточных организмов мы, в принципе, можем говорить о бессмертии, так как при делении вещество их клеток переходит к дочерним образованиям.

Помимо понятия онтогенеза в биологии индивидуального развития большое значение уделяется изучению *жизненных циклов* организмов. Если онтогенез отражает весь комплекс биологических процессов и явлений от момента образования зиготы (для форм, способных размножаться половым путем) до смерти особи, то *жизненный цикл* — это последовательность явлений, связанных с развитием особи с момента образования зиготы до формирования гамет.

Понятно, что при описании наиболее общих зако-

номерностей индивидуального развития отдельных систематических групп организмов наибольшее внимание уделяется именно жизненным циклам. В зависимости от характера полового процесса (например, от места редукционного деления в жизненном цикле, последовательности чередования ядерных фаз) жизненные циклы могут значительно отличаться у разных групп организмов.

4.1. Бесполое размножение

Различают следующие основные типы бесполого размножения:

- ◆ деление;
- ◆ споруляция;
- ◆ фрагментация;
- ◆ почкование;
- ◆ вегетативное размножение;
- ◆ клонирование.

Деление. Это самая простая форма бесполого размножения, свойственная одноклеточным организмам. Исходная материнская клетка делится митотически на две или несколько более или менее одинаковых дочерних клеток, каждая из которых, в свою очередь, также подвергается дальнейшему делению.

Если материнская клетка делится на две дочерних, то объем каждой из вновь образовавшихся клеток будет вдвое меньше объема исходной. В дальнейшем, по мере роста, объем дочерних клеток постепенно увеличивается до исходного размера. Такой способ деления называется *монотомией* (рис. 4.1).

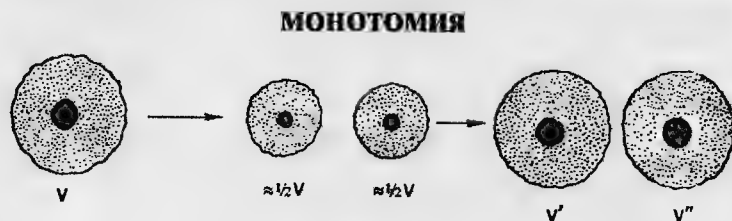


Рис. 4.1

Однако может быть и так, что за первым делением не следует роста и увеличения объема дочерних клеток, а происходит повторное деление. В этом случае говорят о *палитомии* (рис. 4.2).



Рис. 4.2



Рис. 4.3

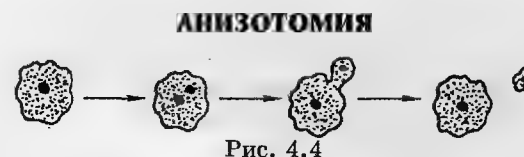


Рис. 4.4

Кроме того, карио- и цитокinesis могут осуществляться не последовательно, как в первых двух случаях, тогда после ряда ядерных делений материнская клетка дает начало сразу нескольким дочерним. Такой способ деления называют *шизогонией* (рис. 4.3).

Наконец, исходная материнская клетка может разделяться не на равные части (изотомия), как во всех описанных случаях, а на неравные (*анизотомия*, или гетеротомия). В этом случае говорят, что меньшая клетка отпочковывается (не путать с почкованием многоклеточных организмов) от большей (рис. 4.4).

Споруляция, или размножение посредством спор.

Очень широко распространенный способ бесполого размножения среди живых организмов и встречается практически у всех растений, грибов и некоторых простейших (например, тип споровики), а также прокариотических организмов (у многих бактерий, синезеленых водорослей и др.)

Спора — это клетка, покрытая более или менее развитым защитным покровом — споровой оболочкой, позволяющей переносить действие различных неблагоприятных факторов внешней среды. У многих организмов она является основной единицей расселения, так как большие количества образующихся легких спор свободно переносятся на значительные расстояния движением воздушных масс и потоками воды. Кроме того, у некоторых форм (простейшие, грибы) споры могут выступать в качестве особой стадии жизненного цикла, позволяющей «переживать» действие неблагоприятных факторов среды.

У многих растений процесс образования спор (*спорогенез*) осуществляется в особых мешковидных структурах — спорангиях.

Споры могут быть как подвижными, благодаря наличию жгутикового аппарата (в этом случае они называются *зооспорами*), так и неподвижными, лишенными способности активно передвигаться.

Фрагментация. В основе фрагментации лежит способность некоторых живых существ восстанавливать утраченные органы или части тела (явление *регенерации*). Иногда такая способность развита настолько хорошо, что из отдельного фрагмента восстанавливается целая особь.

Например, если планарию (тип плоские черви) продольным разрезом рассечь на две половины, то каждая

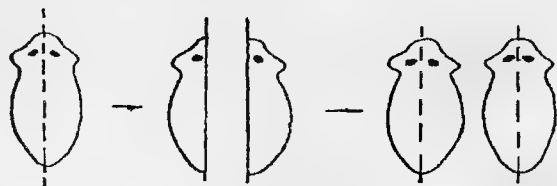


Рис. 4.5

восстанавливает утраченную часть и постепенно формируется целая особь (рис. 4.5).

Почкование. Этот способ бесполого размножения характерен, например, для представителей типа кишечнополостных (гидра), а также для оболочников (класс асцидии). Вначале на теле материнской особи возникает небольшой бугорок, увеличивающийся в размерах, затем появляются зачатки всех структур и органов, характерных для материнского организма. Потом происходит отделение (отпочковывание) дочерней особи. После этого молодой, вновь отделившийся организм растет и достигает размеров исходного экземпляра (рис. 4.6.).

ПОЧКОВАНИЕ ГИДРЫ

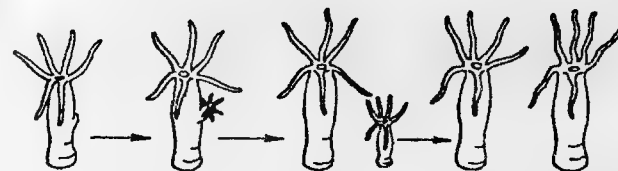


Рис. 4.6

Вегетативное размножение. Этот широко распространенный тип бесполого размножения, характерен для многих групп растений — от водорослей до цветковых.

Как правило, суть этого процесса состоит в том, что от материнского экземпляра отделяется достаточно хорошо дифференцированная часть или же образуются особые структуры, специально предназначенные для вегетативного размножения (например, луковицы, клубни, клубнелуковицы, корневища, почки и др.).

Принципиально вегетативное размножение практически не отличается от фрагментации или почкования, но традиционно этот термин применяется по отношению к растительным организмам и лишь иногда к животным, в противоположность фрагментации и почкованию.

Разновидностью вегетативного размножения является прививка, т. е. пересадка части тела одного орга-

низма (*привой*) на другой (*подвой*). Делается это в том случае, когда необходимо сохранить те или иные полезные для человека свойства, не закрепленные на генетическом уровне и не передающиеся по наследству в процессе полового размножения. Так, например, на дикие экземпляры яблони, абрикоса и др. прививают почки ценных сортов, принадлежащих к этим видам, с целью получения культурных форм, обладающих свойствами, характерными для данных сортов. Нередко в декоративных, научных, а иногда и в хозяйственных целях получают межвидовые и даже межродовые *химерные* формы (например, многие прививки кактусов).

Клонирование. Это искусственный способ размножения, не встречающийся в естественных условиях. Он получил распространение только в последние 20—30 лет и все чаще используется в хозяйственных целях. Существует ряд специальных методик, позволяющих клонировать некоторые растения и животных. *Клоном* называется совершенно одинаковое в генетическом отношении потомство, полученное от одной особи в результате того или иного способа бесполого размножения. Отсюда происходит и название способа.

В особых искусственных (!) условиях, применяя специальные питательные среды и используя определенные гормоны и другие биологически активные вещества, удается культивировать кусочки тканей (порой даже высоко специализированных) или отдельные клетки и получать из них целые, нормально развитые организмы. При этом, внося в необходимых количествах и в определенной последовательности те или иные вещества, а также помещая культуру клеток в различные условия, человек может регулировать процессы индивидуального развития организмов (например, клеточное деление, процессы дифференциации тканей, органогенез и др.), что имеет большое теоретическое и практическое значение.

Особенно широко эксперименты по клонированию проводятся на растениях, что связано с их высокой способностью к регенерации. Отдельные клетки помещают на питательные среды, где они делятся, и, используя

особые методики, получают неорганизованную массу клеток, или *каллус*. Затем вызывают дифференциацию первично гомогенных каллусов и образование различных тканей и органов и, в конечном счете, целого растительного организма, обладающего всеми свойствами, что и исходный, от которого были взяты клетки.

Используя метод клонирования, можно получать различные гибридные формы. Так, с помощью ферментов или ультразвука удаляют клеточные стенки растительных клеток, после чего полученные «голые» протопласты могут сливаться, в результате возникают гибридные клетки (например, томатно-картофельный или табачно-петуниевый гибриды). После этого клеточные стенки восстанавливаются, образуется каллус, а затем и целое гибридное растение.

В случае с животными используется такой метод: ядро яйцеклетки удаляется или разрушается, а на его место помещается ядро какой-либо соматической клетки (например, клетки эпителия). В дальнейшем из такой яйцеклетки может быть получен организм, идентичный по признакам животному — донору ядра. Таким способом можно получать и гибридные формы.

Разработкой методик клонирования занимается особая отрасль биологии — биотехнология, задачи которой этим вовсе не ограничиваются.

4.2. Половое размножение

Половое размножение характерно для подавляющего большинства живых существ и имеет огромное общеприродное значение. Возможно, что у организмов, не размножающихся половым путем, этот процесс просто неизвестен исследователям, хотя и существует реально (предположительно, у многих так называемых несовершенных грибов).

Вся совокупность явлений, связанных с половым размножением, складывается из 4 основных процессов:

1. образование половых клеток — гамет (гаметогенез);

2. оплодотворение (слияние гамет и их ядер) и образование зиготы;
3. эмбриогенез (дробление зиготы и формирование зародыша);
4. дальнейший рост и развитие организма в послезародышевый (постэмбриональный) период.

4.2.1. Половые клетки

Гаметы — это половые клетки, при слиянии которых образуется зигота, из которой развивается новая особь. В противоположность всем остальным клеткам тела (соматическим клеткам), гаметы характеризуются вдвое меньшим количеством хромосом, а также измененным ядерно-плазменным соотношением. Так, например, в яйцеклетках птиц, рептилий и рыб объем цитоплазмы более чем в миллион раз превышает объем ядра. В сперматозоидах же, наоборот, цитоплазмы во много раз меньше, а ядро имеет те же размеры, что и в яйцеклетках.

Гаметы представляют собой высокодифференцированные клетки, функциональное назначение которых состоит в осуществлении процессов, связанных с половым размножением. Они не способны делиться в отличие от большинства соматических. Обычно различают женские и мужские половые клетки. Половая принадлежность всегда детерминируется на генетическом уровне.

Мужские гаметы называются *сперматозоидами* (если они подвижны) или *спермиями* (если они лишены жгутикового аппарата и не способны активно передвигаться). Женские гаметы носят название яйцеклеток. Они, как правило, неподвижны, имеют большие, чем сперматозоиды, размеры, хорошо развитую цитоплазму и запас питательных веществ.

Организация яйцеклеток животных. Обычно яйцеклетки животных имеют округлую или слегка сплюснутую форму. Необходимо отметить, что не существует принципиальных различий в строении между яйцеклетками и соматическими клетками: и в том и в другом случае имеются ядро, цитоплазма с органоидами и оболочка. В цитоплазме выделяют особый так называемый

кортикальный слой, прилегающий непосредственно к оболочке. Он образован особыми кортикальными гранулами. Основная функция этого образования — регуляция взаимодействия яйцеклетки с окружающей средой и, главным образом, обеспечение нормального хода процесса оплодотворения.

Особенностью яйцеклетки также является наличие в ее цитоплазме более или менее большого количества запасных питательных веществ (в основном желтка) и пигментов, обеспечивающих осуществление начальных этапов эмбриогенеза. В зависимости от количества желтка и характера его распределения в цитоплазме различают несколько типов яйцеклеток (рис. 4.7).

ТИПЫ ЯЙЦЕКЛЕТОК



Рис. 4.7

У млекопитающих и плоских червей желтка очень мало, и распределен он в цитоплазме неравномерно. Такие яйцеклетки называют *алецитальными*).

Если желтка много и он равномерно заполняет практически весь объем клетки, то в этом случае яйцеклетки называют *гомолецитальными* (например, у иглокожих).

В случае *телолецитальных* яйцеклеток желтка также много, и его основная масса сосредоточена у так называемого вегетативного полюса, а содержащая ядро и большую часть органоидов цитоплазма — у противоположного ему анимального полюса (рыбы, амфибии, рептилии, птицы).

Наконец, если желток концентрируется вокруг ядра, расположенного в центре, а периферические слои цитоплазмы лишены питательных веществ и пигментов, говорят о *центролецитальных* яйцеклетках. Они характерны для насекомых.

Необходимо отметить, что характер дробления зиготы, образовавшейся после оплодотворения, определяется количеством желтка в яйцеклетке и особенностью его распределения.

Оболочки по их происхождению делят на первичные, вторичные и третичные. Первичная оболочка яйцеклетки представляет собой производное цитоплазмы и носит название желточной оболочки. Ее наличие характерно для всех яйцеклеток животных. Вторичные оболочки (к ним относятся хитиновые оболочки яиц насекомых и других членистоногих) образуются за счет деятельности клеток, питающих яйцеклетку. Что касается третичных оболочек, то они возникают в результате деятельности желез половых путей. Это скорлуповая, подскорлуповая и белковая оболочки яиц птиц и рептилий, студенистая оболочка яйцеклеток земноводных. Благодаря оболочкам осуществляется связь зародыша с окружающей средой. Кроме того, они выполняют функцию механической защиты и препятствуют проникновению микроорганизмов.

СТРОЕНИЕ ЯЙЦА ПТИЦЫ

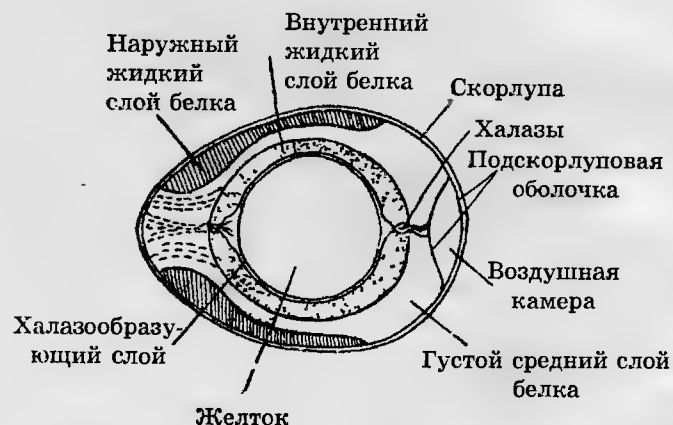


Рис. 4.8

Рассмотрим строение яйца птицы (рис. 4.8). Сверху оно покрыто твердой известковой скорлупой (скорлуповой оболочкой). Она имеет поры, через которые может проникать воздух. Под скорлупой располагается 2 слоя подскорлуповых оболочек, называющихся также пергаментными. У тупого конца яйца они расходятся, образуя воздушную камеру. В противоположность первым двум, белковая оболочка яйца жидкая и состоит из 3 слоев: наружного, среднего и внутреннего. Непосредственно с белковой третичной оболочкой граничит первичная желтковая оболочка, окружающая желток. По обе стороны яйца напротив его острого и тупого концов наружный слой желточной оболочки складывается и скручивается, при этом образуются тяжи, или халазы. Они удерживают желток, представляющий собой основной запас питательных веществ зародыша, в центре яйца. На поверхности желтка расположен зародышевый диск, образованный в результате дробления оплодотворенной яйцеклетки. Благодаря наличию халаз, желток может свободно вращаться таким образом, что при переворачивании яйца зародышевый диск всегда находится сверху.

СТРОЕНИЕ СПЕРМАТОЗОИДА МЛЕКОПИТАЮЩЕГО

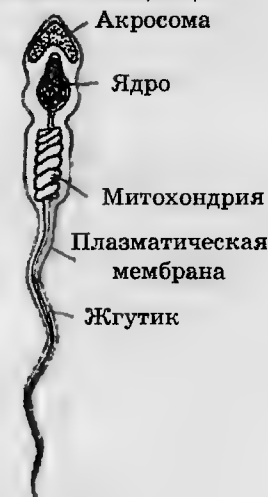


Рис. 4.9

Организация сперматозоидов. Строение сперматозоида представлено на рисунке 4.9. Он состоит из:

- ◆ головки;
- ◆ шейки;
- ◆ средней части;
- ◆ хвоста.

Самая крупная часть сперматозоида — головка, основной ее объем занимает ядро. Верхняя часть головки представлена *акросомой* — образованием, играющим важнейшую роль в процессе оплодотворения. Основная масса цитоплазмы смещена в среднюю часть сперматозоида, здесь находятся центриоли и плотно расположенные митохондрии. В месте перехода головки в среднюю часть различают перехват, называемый шейкой. Хвост имеет типичное для всех жгутиков строение и состоит из осевой нити, окруженной цитоплазмой. По размерам сперматозоиды гораздо меньше яйцеклеток. Кроме того, они не имеют запаса питательных веществ.

4.2.2. Гаметогенез и мейоз

Процесс образования и развития гамет называется гаметогенезом. Различают оогенез и сперматогенез, т. е. процесс образования и развития ооцитов (или яйцеклеток) и сперматозоидов соответственно.

Гаметы животных возникают и формируются в половых железах — сперматозоиды в семенниках, а яйцеклетки — в яичниках в результате деления первичных половых клеток (гоноцитов). Однако, например, у губок и кишечнополостных половых желез нет, и гаметы возникают из различных соматических клеток.

Гоноциты, как и соматические клетки, диплоидны. Хромосомы в таких клетках представлены парами, таким образом, каждая хромосома, характеризующаяся определенным строением, формой, положением центромеры и т. д., имеет свой эквивалент, сходный с ней по всем показателям.

Хромосомы, принадлежащие к одной и той же паре, называют *гомологичными*. Если число пар хромосом обо-

значить как n , то общее число хромосом в диплоидных клетках будет равняться $2n$.

Главная отличительная особенность половых клеток в сравнении с соматическими та, что они гаплоидны, т. е. имеют вдвое меньшее число хромосом, так как все хромосомы представлены в единственном числе и не имеют пары в виде гомологичной хромосомы. В этом случае общее число хромосом будет равно n . Но каким образом из диплоидных первичных половых клеток возникают гаплоидные гаметы? Это происходит благодаря уменьшению (редукции) числа хромосом во время *мейоза*.

Мейоз — это тип клеточного деления, сопровождающийся редукцией числа хромосом. В результате из первичной диплоидных ($2n$) клеток образуются гаплоидные (n).

Мейоз может занимать различное положение в жизненном цикле. Для большинства животных характерна так называемая *гаметическая* редукция, в этом случае редукционное (мейотическое) деление непосредственно предшествует образованию гамет. У некоторых простейших (например, у споровиков) редукция числа хромосом осуществляется сразу после образования зиготы и поэтому называется *зиготической*.

Для всех высших растений характерна *спорическая* редукция, сопровождающая процесс спорогенеза (уменьшение числа хромосом происходит перед образованием спор (!), а не гамет). Этот тип редукции также называется смешанным, так как и диплоидная и гаплоидная фазы жизненного цикла существуют более или менее значительное время (при этом у моховидных преобладает гаплоидная стадия, называемая гаметофитом, а у всех других групп высших растений — диплоидная, называемая спорофитом). В случае гаметической редукции в жизненном цикле преобладает диплоидная стадия (гаплоидная представлена лишь гаметами). При зиготической редукции, наоборот, преобладает гаплоидная фаза, а диплоидная представлена зиготой (рис. 4.10).

ТИПЫ РЕДУКЦИИ

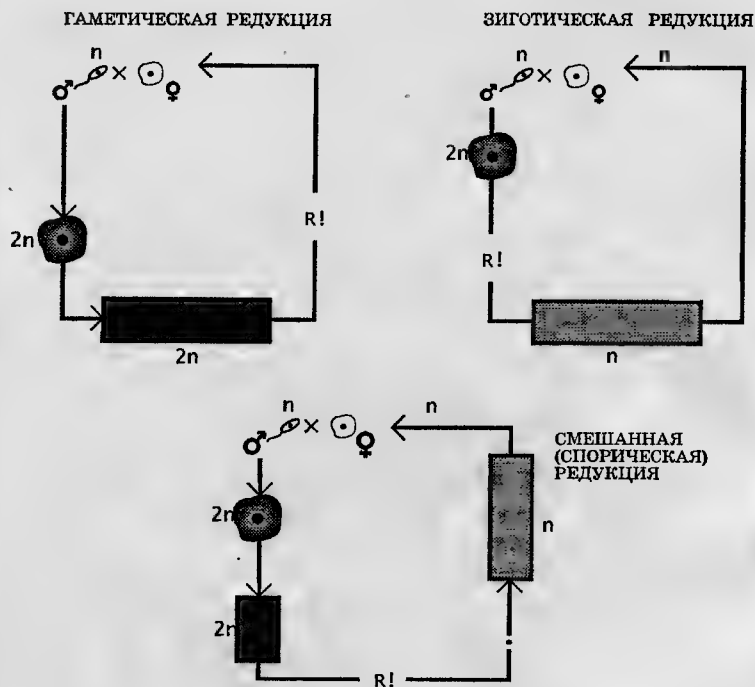


Рис. 4.10

В ходе мейоза происходит два ядерных и клеточных деления, причем удвоение числа хромосом (см. «Жизненный цикл клетки») происходит только перед первым делением, оно и является редукционным, а второе (эквационное) характеризуется тем, что клетки сохраняют гаплоидный набор хромосом. Таким образом, из одной диплоидной клетки, делящейся мейотически, образуется 4 гаплоидных. Как и митоз, каждое из двух мейотических делений подразделяется на 4 фазы (рис. 4.11):

- ◆ профазу;
- ◆ метафазу;
- ◆ анафазу;
- ◆ телофазу.

Профаза первого мейотического деления (*профаза I*) представляет собой сложный процесс, состоящий из пяти стадий: лептотены, зиготены, пахитены, диплотены и диакинеза.

СХЕМА МЕЙОЗА

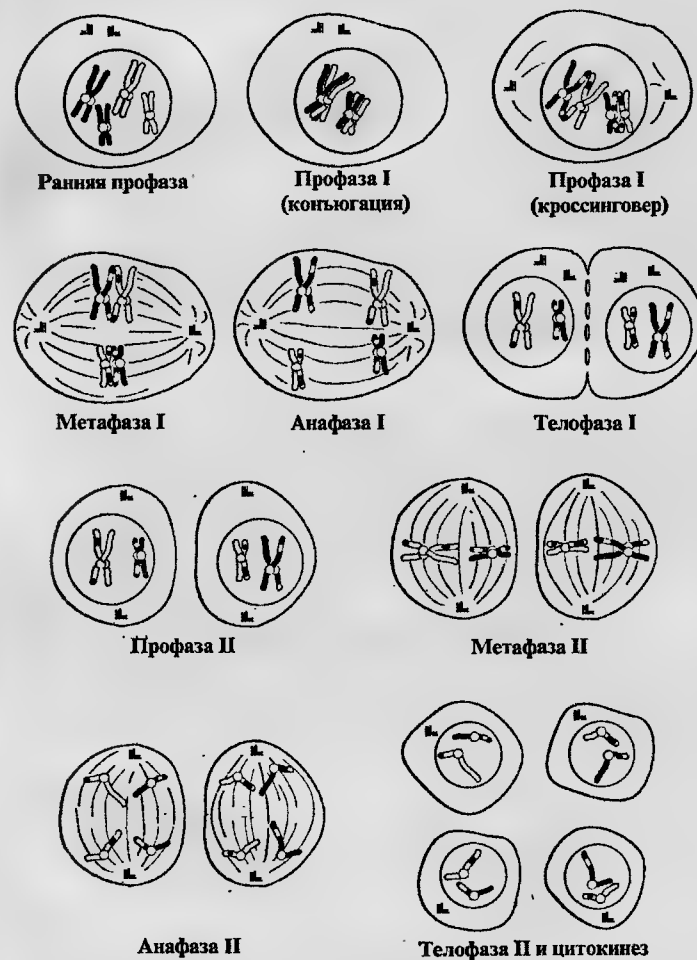


Рис. 4.11

Лептотена — начальная стадия профазы I, характеризуется тем, что хромосомы переходят в конденсированную форму и представлены в виде тонких длинных нитей, прикрепленных с помощью прикрепительного диска к ядерной мембране. При этом каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, так как уже в интерфазе произошла репликация хромосомной ДНК, однако хроматиды тесно сближены и в световой микроскоп неразличимы.

Во время *зиготены* гомологичные хромосомы, представленные двумя хроматидами, сближаются и тесно прижимаются друг к другу. Процесс сближения и «слипания» гомологичных хромосом называют *конъюгацией* (или *синапсисом*). В основе этого явления лежит специфическое сродство участков молекул ДНК. Кроме того, в зиготене осуществляется синтез небольшого количества ДНК, необходимой, по-видимому, для осуществления конъюгации.

Пахитена начинается тогда, когда синاپсис хромосом полностью завершен. Сестринские хроматиды в каждой хромосоме становятся хорошо различимыми. Две полностью проконъюгировавшие гомологичные хромосомы образуют так называемый *бивалент*, а совокупность хроматид бивалента (их четыре — по 2 в каждой из гомологичных хромосом) — образуют *тетраду*. В поздней пахитене наблюдается формирование рекомбинационных узелков — структур, обеспечивающих рекомбинацию (обмен участками между гомологичными хромосомами).

В *диплотене* гомологичные хромосомы, составляющие бивалент, разъединяются. Но такое разделение обычно не бывает полным, и в местах расположения рекомбинационных узелков наблюдаются X-образные соединения, называемые *хиазмами* или *перекрестами*.

В хиазмах обычно осуществляется обмен участков гомологичных хромосом — *кроссинговер*. Он происходит благодаря разрывам и восстановлению нуклеотидной последовательности в молекуле ДНК.

Благодаря тому, что отдельные участки молекулы ДНК (гены) несут информацию о формировании какого-либо признака, кроссинговер, обеспечивающий их обмен, представляет собой важнейший механизм наследствен-

ной изменчивости. На стадии диплотены хромосомы частично деконденсируются и становятся активными в отношении синтеза РНК.

Во время *диакинеза* хромосомы вновь максимально конденсируются, отделяются от ядерной мембраны и располагаются по периферии ядра клетки, при этом очень четко различимы все 4 хроматиды бивалента. Каждая пара сестринских хроматид связана посредством центромер, а пара гомологичных хромосом — посредством хиазм, которые возникают между двумя несестринскими хроматидами (хроматидами, принадлежащими отдельной каждой из двух спаренных хромосом).

Далее механизмы деления мало чем отличаются от обычных митотических (см. «Жизненный цикл клетки»).

В метафазе первого мейотического деления (*МЕТАФАЗЕ I*) формируется метафазная пластинка (биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости) и возникает веретено деления.

В *АНАФАЗЕ I* вследствие сокращения нитей веретена биваленты разрушаются (разрываются в местах хиазм), а хромосомы, состоящие из 2 сестринских хроматид, расходятся к противоположным полюсам клетки.

В *ТЕЛОФАЗЕ I* наблюдается обособление ядер и в ряде случаев — разделение клетки на 2 дочерние. При этом каждая из образовавшихся дочерних клеток будет иметь гаплоидный набор хромосом. Разделения хроматид, соединенных в области центромеры, не происходит.

За телофазой следует обычно очень непродолжительная *интерфаза второго мейотического деления*, причем для нее характерно отсутствие синтетического (S) периода. Таким образом, перед вторым мейотическим делением репликации ДНК не происходит и диплоидность не восстанавливается.

Каждая из двух образовавшихся клеток подвергается второму мейотическому делению.

В *ПРОФАЗЕ II* ядерные оболочки разрушаются, центриоли (в клетках животных) перемещаются к противоположным полюсам.

МЕТАФАЗА II начинается с того, что формируется метафазная пластинка и веретено деления.

В *АНАФАЗЕ II* в результате сокращения нитей ве-

ретенна хроматиды разделяются, так как происходит разрушение связей в области центромер, и перемещаются к противоположным полюсам.

ТЕЛОФАЗА II характеризуется тем, что исчезают нити веретена деления и происходит обособление ядра. Заканчивается эта фаза **цитокинезом**, т. е. разделением клеток.

Таким образом, в результате двух последовательных мейотических делений каждая исходно диплоидная клетка дает начало четырем гаплоидным дочерним клеткам.

Обратимся теперь к более подробному изучению сперматогенеза и оогенеза, т. е. процессов образования сперматозоидов и яйцеклеток (ооцитов) соответственно.

Сперматогенез осуществляется у животных в мужских половых железах (семенниках) и складывается из 4 периодов (рис. 4.12):

- ◆ размножения,
- ◆ роста,
- ◆ созревания,
- ◆ формирования сперматозоидов.



Рис. 4.12

Во время периода размножения диплоидные сперматогенные клетки делятся митозом, в результате чего образуется множество более мелких клеток, называемых **сперматогониями**. Часть образовавшихся сперматогониев может подвергаться повторным митотическим делениям, в результате чего образуются такие же клетки сперматогонии, а часть прекращает делиться и увеличивается в размерах, вступая в следующий период сперматогенеза — период роста.

Увеличившиеся в размерах сперматогонии называются сперматоцитами первого порядка. В ядрах сперматоцитов первого порядка осуществляется весь комплекс процессов и явлений, характерных для профазы I (см. выше) от лептотены до диакинеза. Период созревания начинается тогда, когда сперматоцит первого порядка подвергается первому мейотическому делению, в результате чего образуются два сперматоцита второго порядка. Затем эти вновь образовавшиеся клетки делятся (второе мейотическое деление), и в результате образуются гаплоидные **сперматиды**.

Таким образом, в результате мейотического деления одного первичного диплоидного сперматоцита первого порядка возникают 4 гаплоидных сперматиды. Период формирования сперматозоидов характеризуется тем, что первично шаровидные сперматиды подвергаются ряду сложных преобразований, в результате которых образуются сперматозоиды. При этом дифференцирующийся сперматозоид отделяется от остальной массы клетки, называемой остаточным тельцем.

Оогенез сходен со сперматогенезом (рис. 4.13). Этот процесс складывается из 3 периодов:

- ◆ размножения,
- ◆ роста,
- ◆ созревания.

Все периоды развития яйцеклеток осуществляются у животных в яичниках.

В отличие от образования спермиев, которое происходит только после достижения половой зрелости (в частности у позвоночных животных), процесс образования яйцеклеток начинается еще у зародыша.

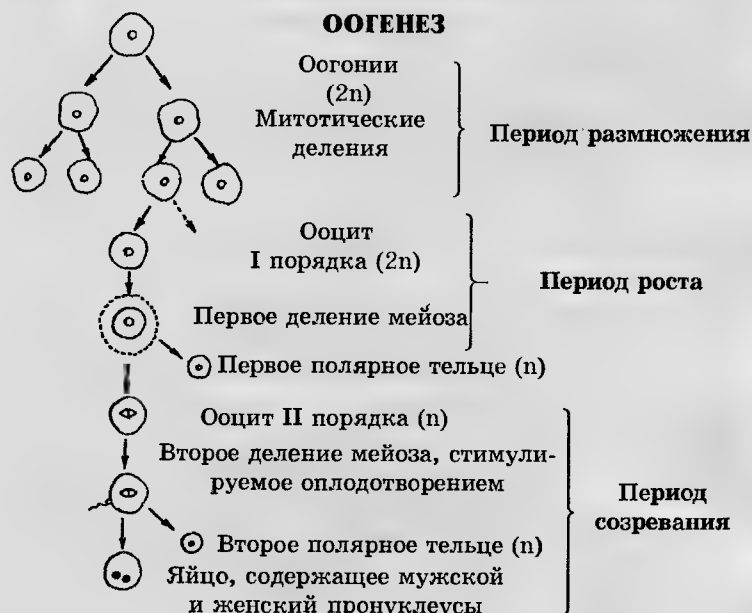


Рис. 4.13

Период размножения полностью осуществляется на зародышевой стадии развития и заканчивается к моменту рождения (у млекопитающих и человека). Он характеризуется тем, что в результате простых мейотических делений первичных половых клеток (оогенных клеток) образуются *оогонии*, которые снова подвергаются митотическому делению. Дочерние клетки, возникшие в результате деления оогониев, называются *ооцитами первого порядка*. Их возникновение указывает на переход оогенеза в следующую фазу — период роста.

Ооцит увеличивается в размерах и вступает в профазу I. Увеличение размеров ооцитов связано с тем, что в цитоплазме происходит накопление ряда питательных веществ (белков, жиров, углеводов) и пигментов — образуется желток. Затем ооцит первого порядка вступает в период созревания. В результате первого мейотического деления возникают две дочерние клетки. Одна из них, относительно мелкая, называемая *первым полярным тельцем*, не является функциональной, а другая, более

крупная (*ооцит второго порядка*), подвергается дальнейшим преобразованиям.

Второе деление мейоза осуществляется до стадии метафазы II и продолжается только после того, как ооцит второго порядка вступит во взаимодействие со сперматозоидом и произойдет оплодотворение. Таким образом, из яичника выходит, строго говоря, не яйцеклетка, а ооцит второго порядка. Лишь после оплодотворения он делится, в результате чего возникает *яйцеклетка* (или *яйцо*) и *второе полярное тельце*. Однако традиционно для удобства яйцеклеткой называют ооцит второго порядка, готовый к взаимодействию со сперматозоидом.

4.2.3. Оплодотворение

Оплодотворение (или сингамия) — это процесс слияния мужских и женских половых клеток, в результате которого образуется оплодотворенная яйцеклетка (зигота).

Процесс оплодотворения начинается с так называемой *акросомальной реакции*, которая осуществляется в момент соприкосновения головки сперматозоида с поверхностью ооцита. Суть ее заключается в том, что в результате соприкосновения акросома разрывается, а ее содержимое, включающее ряд ферментов (в частности, протеазу), высвобождается. Под действием ферментов оболочки яйца разрушаются. Внутренняя поверхность акросомы вытягивается, формируя акросомальный отросток. Кончик этого отростка вступает в контакт с плазматической мембраной яйца и сливается с ней. В конце концов сперматозоид проникает в яйцеклетку. Клеточная оболочка его разрушается, а ядро высвобождается. После этого мужские и женские ядра набухают, образуя *пронуклеусы*. Последние сливаются (кариогамия). Это и есть как раз тот момент, который можно назвать *собственно оплодотворением*. В результате из двух гаплоидных гамет образуется одна диплоидная клетка, называемая зиготой.

Однако для того, чтобы произошло оплодотворение, сперматозоиду необходимо встретиться с яйцеклеткой.

Процесс, обеспечивающий эту встречу, называется осеменением. Различают наружное, внутреннее и смешанное осеменение.

При *наружном осеменении* и сперматозоиды, и яйцеклетки попадают во внешнюю среду, где и происходит их взаимодействие и оплодотворение. Лучше всего для этих целей подходит водная среда. Так осуществляется, например, оплодотворение у рыб и бесхвостых амфибий.

При *внутреннем осеменении* выделяемая самцом семенная жидкость, содержащая сперматозоиды, вводится в половые пути самки. Этот тип осеменения характерен для всех наземных позвоночных (рептилий, птиц и млекопитающих).

В случае же *смешанного осеменения*, которое характерно, в частности, для хвостатых амфибий (тритоны, амбистомы и др.), спермии, заключенные в особом «пакете» — сперматофоре, попадают в воду, а затем самки клоакой сами захватывают их, после чего они оказываются внутри тела.

4.2.4. Нерегулярные типы полового размножения

Помимо описанного, для некоторых групп организмов характерны так называемые нерегулярные типы полового размножения:

- ◆ партеногенез;
- ◆ гиногенез;
- ◆ андрогенез;
- ◆ апомиксис.

В случае *партеногенеза* развитие зародыша происходит из неоплодотворенной яйцеклетки. Это явление характерно для многих общественных насекомых (муравьи, пчелы, термиты), а также для коловраток, дафний и даже некоторых рептилий.

Гиногенез, свойственный для некоторых рыб и круглых червей, характеризуется тем, что сперматозоид лишь стимулирует начало дробления яйцеклетки, но не оплодотворяет ее. Таким образом, развитие яйцеклетки происходит без участия ядра сперматозоида.

Андрогенез отличается от гиногенеза тем, что в данном случае сперматозоид проникает в яйцеклетку, но женское ядро редуцируется, и дальнейшее развитие происходит без участия материнского набора хромосом. Андрогенез встречается, например, у тутового шелкопряда.

Термин *апомиксис*, как правило, применяют в ботанике при описании нерегулярных типов размножения у растений. Под апомиксисом обычно понимают либо развитие из неоплодотворенной яйцеклетки, либо возникновение зародыша вообще не из гамет (например, у цветковых — из различных клеток зародышевого мешка).

4.2.5. Дробление зиготы и гастрюляция

После оплодотворения или стимуляции (в случае, например, партеногенеза и гиногенеза) зигота или яйцеклетка начинает делиться. *Дроблением* называют ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых происходит образование бластомеров. Важной отличительной особенностью дробления в сравнении с обычным делением является то, что вновь образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. Таким образом, с увеличением количества бластомеров их общий объем практически не изменяется. Протоплазма при этом делится путем возникновения впячиваний оболочки клетки (борозд дробления).

Однако в какой-то момент объем цитоплазмы образующихся клеток уменьшается до некоторого критического значения, после которого нормальное ядерно-плазменное соотношение постепенно начинает восстанавливаться.

Характер дробления определяется прежде всего строением яйцеклетки — главным образом количеством желтка и особенностями его распределения в цитоплазме.

В этой связи по способу дробления выделяют 2 основных типа яиц:

голобластические — полностью дробящиеся;

меробластические — частично дробящиеся.

Полным дробление называется тогда, когда цитоплазма яйцеклетки полностью разделяется на бластомеры.

Полное равномерное дробление — это тип дробле-

ния, при котором все образовавшиеся бластомеры имеют одинаковые размеры и форму. Оно характерно для алецитальных и гомолецитальных яйцеклеток.

Полное неравномерное дробление свойственно телолецитальным яйцеклеткам с умеренным содержанием желтка. В данном случае яйцо дробится на неравные по размерам бластомеры, при этом у анимального полюса они будут меньше, чем у вегетативного.

Частичное дробление — тип дробления, при котором цитоплазма яйцеклетки не полностью разделяется на бластомеры.

При **частичном дискоидальном дроблении** делению подвергается только лишенный желтка участок цитоплазмы у анимального полюса, где находится ядро. Участок цитоплазмы, подвергшийся дроблению, называется зародышевым диском. Этот тип дробления характерен для телолецитальных яиц с большим количеством желтка (рептилии, птицы, рыбы).

Поверхностное дробление свойственно для центролецитальных яйцеклеток. В этом случае вновь образовавшиеся бластомеры располагаются в один ряд на поверхности яйца, а в центре находится масса неразделившейся цитоплазмы, богатой желтком.

Последовательность событий, происходящих во время дробления, рассмотрим на примере голобластических яиц.

Первая борозда дробления проходит меридиально, в результате чего образуются два бластомера. Это стадия двух бластомеров. Вторая борозда проходит также меридиально, но перпендикулярно первой, таким образом образуются четыре бластомера. Третья борозда проходит в экваториальной плоскости, несколько ближе к анимальному полюсу — бластомеров становится восемь. После этого борозды дробления, чередуясь, пролегают то в меридиальной, то в экваториальной плоскостях. В результате ряда дроблений образуется полый шар, стенки которого представлены бластомерами, расположенными в один слой, а внутри имеется полость. Эта стадия развития зародыша называется **бластулой**. Однослойная стенка бластулы называется **бластодермой**, а полость внутри — **первичной полостью тела или бластоцелем** (рис. 4.14).

ДРОБЛЕНИЕ ЯЙЦЕКЛЕТКИ



Рис. 4.14

После того как сформировалась бластула, начинается новый этап эмбриогенеза — образование зародышевых листков. Он носит название **гастроуляции**. В результате образуется двухслойный или (у большинства животных) трехслойный зародыш — **гастроула**. Образование зародышевых листков — **ектодермы** (наружного слоя), **энтодермы** (внутреннего слоя) и **мезодермы** (слоя клеток, расположенного между экто- и энтодермой) — у разных организмов происходит неодинаково.

Выделяют несколько способов гастроуляции, имея в виду способы образования **экто- и энтодермы, т. е. двухслойного зародыша**:

- ♦ **впячивание (инвагинация);**
- ♦ **иммиграцию;**
- ♦ **деляминацию (или расслоение);**
- ♦ **эпиболию (или обрастание).**

При **инвагинации** один из участков бластодермы на-

чинает впячиваться вовнутрь. Например, участок дна бластулы впячивается и перемещается по направлению к ее крыше. При этом первичная полость тела или бластоцель практически полностью вытесняется, а зародыш становится двухслойным (образованным экто- и энтодермой) (рис. 4.15). Полость гастролы называется *гастроцелью* или полостью первичной кишки, а отверстие, посредством которого она сообщается с окружающей средой, — *бластопором*, или *первичным ртом*.

ГАСТРУЛЯЦИЯ (ПУТЕМ ИНВАГИНАЦИИ)



Рис. 4.15

У так называемых *первичноротых* животных ротовое отверстие формируется на месте первичного рта. У *вторичноротых* бластопор зарастает, и на его месте возникает анальное отверстие, а ротовое отверстие прорывается на противоположном полюсе. Бластопор ограничен верхней (или дорзальной) и нижней (или вентральной) губами.

При *иммиграции* часть клеток бластодермы перемещается (мигрирует) в бластоцель и из них образуется энтодерма.

Деляминация встречается у животных, у которых дробление приводит лишь к образованию скопления бластомеров, без бластоцеля внутри. В ходе этого процесса в результате деления бластомеров в горизонтальном направлении наблюдается расслоение и образование зародышевых листков.

Возникновение зародышевых листков по типу *эпиблии* происходит, когда более мелкие бластомеры анимального полюса дробятся быстрее и образуют более круп-

ные бластомеры вегетативного полюса, образуя эктодерму. Клетки же вегетативного полюса дают начало внутреннему зародышевому листку — энтодерме.

Третий зародышевый листок, или мезодерма, может возникать двумя путями: телобластическим и энтероцельным.

В случае *телобластического* пути в процессе гастрюляции между экто- и энтодермой возникают довольно крупные клетки — телобласты; делясь, они дают начало клеткам мезодермы.

Однако телобласты могут и не образовываться, а мезодерма возникает из карманообразных выростов энтодермы, которые располагаются между экто- и энтодермой. Постепенно эти карманы отщипываются от энтодермы, их полости сливаются друг с другом, и возникает *вторичная полость тела*, или *целом*, называемый еще энтероцелем. Такой способ закладки мезодермы называется *энтероцельным*.

4.2.6. Органогенез у хордовых животных

Процесс формирования органов в ходе индивидуального развития организмов называют *органогенезом*. Согласно закону зародышевых листков, выдвинутому Карлом фон Бэр, *возникновение органов обусловлено преобразованием того или иного зародышевого листка — экто-, мезо- или энтодермы*. В ряде случаев один и тот же орган может иметь смешанное происхождение, т. е. в его образовании принимают участие сразу несколько зародышевых листков. Например, пищеварительный тракт имеет сложное происхождение, так как его мускулатура является производным мезодермы, а внутренняя выстилка — энтодермы.

Вместе с тем, несколько упрощая, происхождение основных органов и их систем все-таки можно связать с определенными зародышевыми листками. Эктодермальное происхождение имеет нервная система, эпидермальный слой кожи и его производные — роговые чешуи, перья и волосы, кожные железы, зубы. Мезодерма дает начало мускулатуре, костному скелету, выделительной,

половой и кровеносной системам. Из энтодермы образуются пищеварительная система и ее железы (печень, поджелудочная железа), а также дыхательная система.

Сразу же после завершения гастрюляции у хордовых животных начинается процесс формирования осевых структур — нервной системы, хорды и пищеварительной трубки.

Нервная система у позвоночных закладывается в виде нервной трубки. Процесс формирования нервной трубки носит название *нейруляции*. На ее начальных этапах эктодерма начинает углубляться, при этом образуется *нервная пластинка*, которая постепенно обособливается от остальной части эктодермы. Она начинает прогибаться, края ее смыкаются, и в результате формируется нервная *трубка*. Вместе с тем эктодерма над нервной трубкой срастается, таким образом последняя оказывается под верхним зародышевым листком. В области головного отдела зародыша нервная трубка расширяется, и по мере дальнейшего развития закладываются 3 мозговых пузыря, в результате дифференциации которых образуются 5 отделов головного мозга — передний, промежуточный, средний и продолговатый мозг, а также мозжечок.

Практически одновременно с нейруляцией происходят процессы закладки мезодермы и хорды. Вначале вдоль боковых стенок первичной кишки путем выпячивания энтодермы образуются карманы или складки. Участок энтодермы, расположенный между этими складками, утолщается, прогибается, сворачивается и отщипывается от основной массы энтодермы. Так появляется хорда, имеющая энтодермальное происхождение. Хорда располагается под нервной трубкой. Возникшие карманообразные выпячивания энтодермы отщипываются от первичной кишки и превращаются в ряд сегментарно расположенных замкнутых мешков, называемых также *целомическими мешками*. Их стенки образованы мезодермой, а полость внутри представляет собой вторичную полость тела (или *целом*). Таким образом, мезодерма в данном случае возникает энтероцельным путем.

Целомические мешки разрастаются и дифференци-

руются на спинные и брюшные отделы. *Сомиты*, или спинные отделы, располагаются по бокам от хорды и нервной трубки. У позвоночных животных, для которых характерно наличие позвоночника, его костные и (или) хрящевые элементы являются производными сомитов, т. е. имеют мезодермальное происхождение. Членистое строение позвоночника повторяет метамерное (сегментарное) расположение сомитов. Кроме того, из сомитов образуются *миотомы*, а затем *миомеры* (мышечные сегменты) и дермальный слой кожи.

Брюшные отделы сомитов, называемые также *боковыми пластинками*, располагаются по бокам кишки. Из боковых пластинок образуется брюшина, а из полостей боковых пластинок, которые сливаются друг с другом, — целом взрослого животного.

В месте перехода сомитов в боковые пластинки на так называемых «стебельках» возникают также метамерно расположенные зачатки выделительной системы. На спинной стороне боковых пластинок, выпирая в целом, формируются зачатки половых желез. На брюшной стороне, в месте, где происходит слияние краев боковых пластинок, закладываются сердце и сосуды кровеносной системы.

Из энтодермы развивается пищеварительная система — кишечник, желудок и другие органы, а также ряд желез (печень, поджелудочная и щитовидная железы). Как выпячивание стенки пищеварительной трубки возникают плавательный пузырь у рыб и легкие у четвероногих позвоночных. У рыб в передней части пищеварительной трубки прорываются жаберные щели. У высших позвоночных животных, приспособленных к жизни на суше, жаберные карманы закладываются, но не прорываются в виде жаберных щелей.

Позвоночных животных часто делят на две группы, не имеющих таксономического значения: *анамнии* и *амниоты*.

К *анамниям* относят хрящевых и костных рыб (т. е. первичноводных животных), а также амфибий, процессы размножения которых непосредственно связаны с водой. Зародыш, развивающийся в воде, не нуждается в особых защитных приспособлениях.

Амниоты — это наземные животные и их размножение осуществляется на суше. Поэтому в качестве адаптации к жизни на суше у амниот появляются специальные органы — так называемые эмбриональные оболочки, обеспечивающие защиту развивающегося зародыша от высыхания и различного рода воздействий среды.

4.2.7. Постэмбриональное развитие

Постэмбриональное развитие начинается с момента рождения или выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до смерти живого организма. Постэмбриональное развитие сопровождается ростом. При этом он может быть ограничен определенным сроком или длиться в течение всей жизни.

Различают 2 основных типа постэмбрионального развития:

- ♦ прямое развитие;
- ♦ развитие с превращением или метаморфозом.

В случае прямого развития молодая особь мало чем отличается от взрослого организма и ведет тот же образ жизни, что и взрослые. Этот тип развития свойствен, например, наземным позвоночным.

При развитии с метаморфозом из яйца появляется личинка, порой внешне совершенно не похожая и даже отличающаяся по ряду анатомических признаков от взрослой особи. Часто личинка ведет иной образ жизни по сравнению со взрослыми организмами (например, бабочки и их личинки гусеницы). Она питается, растет и на определенном этапе превращается во взрослую особь, причем этот процесс сопровождается весьма глубокими морфологическими и физиологическими преобразованиями. В большинстве случаев организмы не способны размножаться на личиночной стадии, однако существует небольшое количество исключений. Например, аксолотли — личинки хвостатых земноводных амбистом — способны размножаться, при этом дальнейший метаморфоз может и не осуществляться вовсе. Способность организмов размножаться на личиночной стадии называется **неотенией**.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

онтогенез, эмбриология, бесполое размножение, половое размножение, деление, дробление, споруляция, фрагментация, почкование, клонирование, вегетативное размножение, гамета, сперматозоид, яйцеклетка, зигота, гаметогенез, мейоз, тип редукции, лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез, бивалент, хиазма, тетрада, кроссинговер, сингамия, оплодотворение, осеменение, партеногенез, гиногенез, андрогенез, апомиксис, зародыш, бластула, гаструла, инвагинация, иммиграция, деляминация, эпиболия, зародышевый листок, эктодерма, энтодерма, мезодерма, целом, нейрула, нервная трубка, хорда, сомит, миотом, миомер, анамнии, амниоты, прямое развитие, непрямое развитие, личинка, неотения.

Дайте ответы на вопросы:

1. Что такое онтогенез и жизненный цикл?
2. Назовите основные отличия полового размножения от бесполого.
3. Какие типы бесполого размножения вам известны?
4. В каких случаях бесполое размножение может иметь наибольшее значение для организмов? Как человек в своей практической деятельности использует эти способы размножения?
5. Из каких этапов (процессов) складывается половое размножение?
6. Каково строение мужских и женских гамет? Назовите основные типы яйцеклеток.
7. Назовите основные отличия мейоза от митоза.
8. Опишите все основные фазы мейоза. В какой фазе происходит конъюгация хромосом и кроссинговер?
9. Опишите основные этапы сперматогенеза и оогенеза. Из скольких периодов они состоят?
10. Что такое оплодотворение? Каков его биологический смысл? Назовите основные типы осеменения у животных.
11. Какие нерегулярные типы полового размножения вам известны? В чем их биологический смысл?
12. Как происходит дробление зиготы и как формируется бластула?
13. Какие способы гаструляции вам известны?
14. Как осуществляется органогенез у хордовых? Опишите процесс формирования хорды, пищеварительной и нервной трубок, скелета, мускулатуры и других внутренних органов.
15. Что такое постэмбриональное развитие? Какие типы постэмбрионального развития вам известны?

Глава 5. Наследственность и изменчивость

5.1. Предмет генетики

Генетику определяют как науку, изучающую наследственность и изменчивость. Эти два важнейших свойства живых организмов тесным образом связаны с понятием размножение.

Под *наследственностью* обычно понимают способность организмов передавать из поколения в поколение различные признаки и свойства, а также особенности развития. В основе наследственности лежит способность ДНК хромосом к репликации. Дочерние хромосомы при этом во время клеточного деления равномерно распределяются между образующимися клетками. В хромосомах локализованы гены, кодирующие все белки организма.

Изменчивость — способность приобретать новые признаки под воздействием различных факторов.

Как любая наука, генетика имеет свои методы исследования. Основным методом является *гибридологический анализ* — система скрещиваний, которая позволяет проследить в ряду поколений закономерности наследования и изменения признаков. Кроме этого, используются *цитологический, близнецовый, онтогенетический* (проявление действия генов в онтогенезе) и другие методы. В генетике широко применяются *математическая статистика и анализ*.

Современная генетика включает в себя несколько дисциплин.

Цитогенетика занимается изучением материальных основ наследственности.

Онтогенетика исследует действие генов и их проявления в ходе индивидуального развития организма.

Биохимическая генетика концентрирует свое внимание на механизмах передачи различных типов метаболических процессов в ряду поколений. Ее частью является *иммуногенетика*, которая изучает наследственную обусловленность иммунных свойств тканей и органов.

Медицинская генетика занимается такими проблемами, как ранняя диагностика наследственных заболеваний, методы предупреждения их развития и т. п.

Важным практическим разделом генетики является *селекция*, связанная с выведением новых пород животных и сортов растений с нужными человеку свойствами.

Генетика тесным образом связана со многими биологическими науками: биохимией, молекулярной биологией, цитологией, эмбриологией, теорией эволюции и др.

5.2. Материальные основы наследственности

Материальными основами наследственности являются хромосомы с содержащимися в них генами.

Участок ДНК, кодирующий синтез одного белка, биохимики называют геном. Генетическая информация реализуется в процессах транскрипции и трансляции. В одной молекуле ДНК расположены сотни и тысячи генов.

Одна молекула ДНК вместе с белками, принимая определенную пространственную форму, образует хромосому. Количество хромосом в подавляющем большинстве клеток организма в течение всей жизни от рождения до смерти строго постоянно. Такое постоянство достигается благодаря особенностям процессов клеточного деления. Перед митотическим делением количество хроматид увеличивается вдвое за счет способности ДНК к самоудвоению — репликации. Затем материнская клетка делится, удвоенный набор хромосом поровну распределяется между двумя дочерними клетками, в результате чего каждая из них получает точно такой набор хромосом, какой был у материнской.

Половые клетки, кроме митоза, подвергаются мейозу. В результате мейоза из одной материнской клетки образуются 4 дочерние, причем каждая из них содержит набор хромосом вдвое меньший, чем исходная клетка. При слиянии двух половых клеток (оплодотворении) восстанавливается двойной набор хромосом, характерный как для материнской половой, так и для всех соматических клеток.

Введем основные понятия, которые будут широко использоваться при изложении материала.

Мы уже давали биохимическое определение гена. Генетики же пользуются несколько другим: *ген* — участок хромосомы, определяющий развитие у организма одного или нескольких признаков. Эти признаки могут быть совершенно разные — биохимические (например, активность какого-нибудь фермента), физиологические (глухота, слепота) и др.

Однако на начальных этапах развития генетики учитывались лишь морфологические признаки — цвет глаз, шерсти или перьев, размер крыльев, форма семян и тому подобное. Наследуемый признак называют *феном*. Совокупность всех генов организма составляет его *генотип*, а всех фенов — *фенотип*. Обычно термин генотип употребляют для обозначения присутствия или отсутствия одного или нескольких конкретных генов. Аналогично фенотипом называют конкретный признак.

У подавляющего большинства высших живых организмов (животные, растения, кроме ряда водорослей и грибов) нормальная соматическая клетка имеет двойной набор хромосом, т. е. каждая хромосома имеет себе пару, практически идентичную по строению и форме — *гомологичную* хромосому. Исключение составляют две половые хромосомы, которые в зависимости от пола могут иметь или не иметь себе гомологичных; но и в этом случае говорят о *паре* половых хромосом (однако у некоторых организмов пол определяется другими факторами — температурой, образом жизни и т.д., например, каменный окунь, обитающий в Атлантическом океане, не имеет половых хромосом). Обычно их обозначают как X- и Y-

хромосомы. Все остальные хромосомы называют соматическими. У человека в клетке содержится 46 хромосом: 22 пары соматических (S) и пара половых. Женщины имеют две X-хромосомы, а мужчины — одну X и одну Y-хромосому, т. е. генотип человека $2 \times 22S + XX$ или $2 \times 22S + XY$.

Одинарный набор хромосом, каждая из которых не имеет гомологичных, называется *гаплоидным набором*. У человека гаплоидный набор $22S + X$ или $22S + Y$.

Если в клетке имеется двойной набор хромосом (т. е. каждая хромосома имеет по одной гомологичной), говорят о *диплоидном наборе*, если тройной — о *триплоидном*, если наборов больше — о *полиплоидном наборе*.

В основе гибридологического анализа лежит специально разработанная система скрещиваний. Для записи результатов используются следующие обозначения:

«P» — родители;

«F» — потомство, число внизу или сразу после буквы указывает на порядковый номер поколения;

«F1» — гибриды первого поколения — прямые потомки родителей — P;

«F2» — гибриды второго поколения — возникают в результате скрещивания между собой гибридов F1;

× — значок скрещивания;

♂ — мужская особь;

♀ — женская особь.

Возвратное скрещивание — скрещивание потомков с одним из родителей. Иногда оно может оказаться также *анализирующим* (см. ниже).

5.3. Закономерности наследования

5.3.1. Менделевская генетика

Родоначальником генетики по праву считают австрийского ученого-монаха Грегора Менделя. Он впервые применил гибридологический метод, а результатом про-

веденных исследований явилось открытие закономерностей наследования, которые сегодня известны как законы (или правила) Менделя.

Моногибридное скрещивание

Моногибридным называется скрещивание, при котором родители различаются по проявлению лишь одного из признаков.

В одном из опытов Г. Мендель в качестве родителей выбрал особей чистых линий (т. е. особей, которые при скрещивании друг с другом на протяжении многих поколений давали потомство с набором тех же самых признаков). Он исследовал наследование окраски семян гороха — она может быть желтой или зеленой.

Мендель ставил опыт таким образом, что в одном эксперименте материнские растения имели желтые семена, а отцовские — зеленые, а в другом — наоборот. Такая система из двух скрещиваний носит название *реципрокного* скрещивания. При этом одно из скрещиваний (любое) называется *прямым*, а другое — *обратным*. (Сразу заметим, что в данном случае результаты прямого и обратного скрещивания были одинаковыми.)

Из гибридов первого поколения Г. Мендель путем самоопыления получал гибриды второго поколения и т. д.

В нашем случае схема скрещивания будет выглядеть так (мы рассмотрим пока только проявление фенотипа, генотип разберем ниже):

Р ♀ зеленые семена		× ♂ желтые семена	
F1	4/4 желтые		
F2	1/4 зеленые	2/4 желтые	1/4 желтые
F3	зеленые	1/4 зеленые	3/4 желтые
F4	зеленые	зеленые	зеленые желтые

Из схемы видно, что у всех особей F1 проявился признак только одного родителя, а именно — желтая окраска семян. Проявляющийся в первом поколении гибридов признак Г. Мендель назвал *доминантным* (а само явление — доминированием), а исчезающий — *рецессивным*.

Описанная закономерность известна под названием *закона (или правила) единообразия первого поколения*. Иногда ее также называют первым законом Менделя, что не совсем верно. Сам ученый формулировал лишь «закон комбинации различающихся признаков», включающий в себя, по сути, правило *расщепления и правила независимого наследования*. Кроме того, важно заметить, что правило единообразия гибридов первого поколения отражает не *закономерности наследования* признаков, а *особенности их реализации* в организме.

При размножении гибридов F1 во втором поколении наряду с доминантным у части особей проявился отсутствовавший в фенотипе гибридов первого поколения рецессивный признак. Г. Мендель обнаружил, что особей с доминантным признаком примерно втрое больше, чем с рецессивным (т. е. произошло расщепление в соотношении 3 : 1). Эти результаты легли в основу закона расщепления.

Дальнейшее размножение гибридов F2 показало, что особи с рецессивным признаком давали в ряду поколений только особей, у которых также проявлялся лишь рецессивный признак; а группа с доминантным признаком оказалась разнородной. Одна ее часть в ряду поколений давала только особей с проявлением доминантного признака, а другая при размножении расщеплялась в соотношении по фенотипу 3 : 1.

Рассматриваемые организмы диплоидны, т. е. состоят из клеток, содержащих двойной набор хромосом. Гомологичные хромосомы имеют идентичные участки — гены, в которых содержится информация о том или ином признаке, например цвете семян. Однако признак этот может проявляться в фенотипе различным образом — семена могут быть зелеными, а могут быть и желтыми. Собственно цвет (желтый или зеленый) определяется тем или иным состоянием гена (последовательностью нуклеотидов в цепи ДНК). В рассматриваемом случае ген окраски семян имеет две *альтернативные* формы (аллели). Аллели — формы (их может быть не только две, но и больше — явление множественного аллелизма) одного

и того же гена, располагающиеся в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом. Таким образом, соматические клетки содержат два аллеля одного гена. При этом, несмотря на то, что аллели могут быть разными (*гетерозиготное состояние*), в фенотипе проявляется только один из них — он называется доминантным. Рецессивный же аллель влияет на фенотип только в том случае, если он находится в обоих гомологичных хромосомах (*гомозиготное состояние*).

Образующиеся в результате мейоза гаплоидные гаметы содержат всего лишь 1 аллель того или иного гена.

На схеме доминантные аллели обозначаются латинской заглавной буквой, а рецессивные — прописной (буква при этом используется одна и та же, что подчеркивает, что оба аллеля ответственны за проявление одного и того же признака). Схема нашего скрещивания с учетом сказанного будет выглядеть так:

P	♀	×	♂
	зеленые		желтые
фенотип:	семена		семена
генотип:	aa		AA
гаметы:	a, a		A, A
F1			
фенотип:		желтые семена	
генотип:		Aa	
гаметы:		A, a	
F2			
фенотип:	3 желтые	:	1 зеленые
генотип:	AA Aa Aa		aa

В скрещивании участвуют мужские и женские особи чистых линий. Это означает, что они гомозиготны по выбранному признаку. При оплодотворении материнская и отцовская гаметы сливаются. Поскольку доминантный аллель подавляет работу рецессивного, а все гибриды F1 имеют одинаковый гетерозиготный генотип Aa, у них проявляется желтая окраска семян.

Гибриды F1 способны образовывать 2 типа гамет: A и a, каждая из которых с равной вероятностью может слиться с любой другой. В результате в F2 образуются следующие генотипы: AA, aa, Aa и Aa (или: AA, 2Aa, aa). Как видно, генотипов с двумя рецессивными генами втрое меньше. Этим объясняется расщепление по фенотипу 3 : 1. Расщепление по генотипу составляет 1 : 2 : 1, т. е. 1AA : 2Aa : 1aa. Гомозиготы AA и aa могут образовывать гаметы только одного типа, поэтому при самоопылении у их потомков расщепления не происходит. Гетерозиготы же Aa размножаются аналогично гибридам F1.

Дигибридное скрещивание

Г. Мендель продолжил свои исследования, но для экспериментов выбрал растения, отличающиеся друг от друга двумя признаками, т. е. по двум парам аллелей. Скрещивание таких организмов называется *дигибридным*. В одном из экспериментов семена гороха отличались не только окраской, но и формой (часть из них была гладкой, а часть — морщинистой):

P ♀	желтые гладкие	×	♂	зеленые морщинистые
	семена			семена

Все потомки первого поколения имели гладкие семена желтого цвета. Во втором поколении гибридов проявилось уже четыре фенотипа: желтые гладкие, зеленые гладкие, желтые морщинистые и зеленые морщинистые семена. Причем расщепление по фенотипу каждого признака в отдельности было таким же, как и при моногибридном скрещивании — количество желтых семян было втрое больше, чем зеленых, а количество гладких — втрое больше, чем морщинистых. На основании этого был сформулирован еще один принцип, который известен под названием *закон независимого наследования (распределения) признаков*, суть которого состоит в том, что альтернативные проявления одного признака могут сочетаться с любыми альтернативными проявлениями другого признака.

Попробуем объяснить этот закон на основании хро-

мосомной теории наследственности. Согласно этой теории, аллели локализуются в гомологических хромосомах. В опытах Менделя гены, кодирующие цвет и форму семян, располагались в разных хромосомах (обозначим ген окраски как А — желтая и а — зеленая, а ген формы как В — гладкая и b — морщинистая).

В протекании процесса мейоза, приводящего к образованию гамет, есть одно непреложное правило: гомологические хромосомы должны разойтись к разным полюсам и «уйти» в разные гаметы. А вот какая именно из гомологических хромосом (с доминантным или рецессивным геном — это, разумеется, относится только к гетерозиготам) отойдет к какому полюсу, дело случая. В нашем примере:

♂	♀	×	♂
P	♀		♂
фенотип: желтые гладкие семена			зеленые морщинистые семена
генотип: AABV			aabb
гаметы: AB			ab
F1			
фенотип: желтые гладкие			
генотип: AaBb			
(гибриды F1 могут с равной вероятностью образовывать 4 типа гамет)			
гаметы: AB, aB, Ab, ab.			

Различные варианты генотипов (и соответствующих им фенотипов), образующиеся при слиянии гамет в результате скрещивания, удобно рассчитывать по решетке Пеннета, располагая их в ячейках, на которые она поделена (рис. 5.1).

Согласно таблице, мы получим следующее расщепление по фенотипам:

9/16 всех семян гладкие и имеют желтую окраску — соответствующий им генотип можно записать таким образом: А- В- (прочерки означают, что неважно, какой из аллелей присутствует в генотипе, ведь один доминантный ген уже есть, а значит, фенотип по данному признаку уже определен);

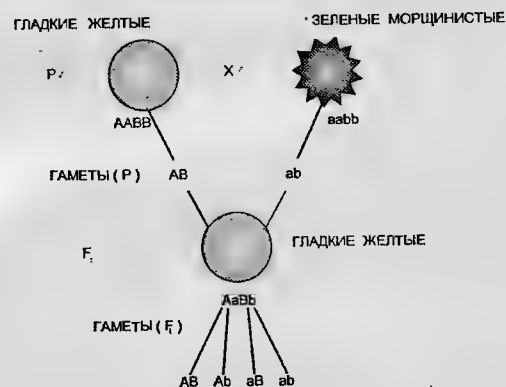
3/16 — желтые морщинистые семена с генотипом А-bb;

3/16 — зеленые гладкие семена с генотипом aaB-;

1/16 — зеленые морщинистые семена, имеющие генотип aabb.

Таким образом, расщепление по фенотипам произошло в соотношении 9 : 3 : 3 : 1, что равноценно (3 : 1)².

ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ



РЕШЕТКА ПЕННЕТА ДЛЯ ДИГИБРИДНОГО СКРЕЩИВАНИЯ

♀ \ ♂	1/4AB	1/4Ab	1/4aB	1/4ab
AB 1/4	1/16 AABV	1/16 AABb	1/16 AaBV	1/16 AaBb
Ab 1/4	1/16 AABb	1/16 AAbb	1/16 AaBb	1/16 Aabb
aB 1/4	1/16 AaBV	1/16 AaBb	1/16 aaBV	1/16 aaBb
ab 1/4	1/16 AaBb	1/16 Aabb	1/16 aaBb	1/16 aabb

Рис. 5.1

Вообще, расщепление любого количества пар альтернативных признаков (при условии, что все их гены локализованы в разных хромосомах) можно рассчитать по формуле $(3 : 1)^n$, где n — количество изучаемых признаков: для моногибридного скрещивания (один признак) получим $(3 : 1)^1 = 3 : 1$; для дигибридного (два признака) — $(3 : 1)^2 = 9 : 3 : 3 : 1$, и т. д.

Бурное развитие генетики в начале XX в. показало, что отнюдь не все признаки наследуются в соответствии с законами Г. Менделя.

Перечислим основные причины отклонения от менделевского расщепления:

- ◆ неодинаковая жизнеспособность зигот;
- ◆ случайное нерасхождение гамет;
- ◆ неравная вероятность образования всех типов гамет;
- ◆ неравная вероятность встречи различных типов гамет;
- ◆ сцепление генов;
- ◆ сцепленное с полом наследование;
- ◆ различные типы взаимодействия генов;
- ◆ внеядерная наследственность и др.

5.3.2. Сцепление генов

Как выяснилось, закон независимого распределения генов справедлив лишь для генов, расположенных в разных хромосомах.

На самом деле в любом организме число генов очень велико (десятки тысяч), а число их носителей — хромосом — ограничено: так, у человека 23 пары хромосом, у кукурузы — 10, а у дрозофилы — всего 4. Соответственно, в каждой хромосоме должно быть по несколько сотен или тысяч генов.

Из того факта, что при образовании гамет к полюсам

клетки в мейозе отходят хромосомы, а не гены, следует, что гены, локализованные в одной хромосоме, должны наследоваться вместе. Это подтверждают опыты Томаса Ханта Моргана, проведенные на плодовой мушке дрозофиле. Он исследовал дигибридное скрещивание для двух признаков: цвет тела (серый и черный) и длина крыла (длинные и зачаточные).

P ♀	серое тело, длинные крылья	×	♂ черное тело, зачаточные крылья
	GGLL		ggll
гаметы:	GL		gl
F1	серое тело, длинные крылья Gg Ll		

Поскольку оба гена лежат в одной хромосоме, образуется только 2 типа гамет: GL и gl

F1 гаметы: 2GL, 2gl

F2

фенотип:	3 серое тело, длинные крылья	1 черное тело, зачаточные крылья
генотипы:	GGLL, Gg Ll, Gg Ll или 1GGLL : 2Gg Ll : 1ggll	ggll

Таким образом, в F2 наблюдается расщепление по фенотипу 3 : 1 вместо ожидаемого в соответствии с генетикой Менделя 9 : 3 : 3 : 1.

Закономерность, суть которой сводится к тому, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются преимущественно вместе, известна под названием *закона Моргана*. Слово *преимущественно* не случайно, ибо сам Морган обнаружил и объяснил отклонения от этого правила.

Так как гены, лежащие в одной хромосоме, наследуются вместе, их называют *сцепленными*. Все гены одной хромосомы образуют *группу сцепления*.

Введем еще одно понятие. *Анализирующим* называется скрещивание изучаемого организма с формой, имеющей рецессивный гомозиготный генотип и соответствен-

но образующей только один тип гамет с рецессивными аллелями.

При анализирующем скрещивании (в данном случае оно является также и возвратным) серой длиннокрылой гетерозиготы из F1 с черной короткокрылой гомозиготой из родительского поколения Р у Т. Х. Моргана помимо форм с ожидаемыми фенотипами — серое тело, длинные крылья и черное тело, зачаточные крылья — в соотношении 1 : 1 появились особи со смешанными признаками:

Р ♀	серое тело, ×	♂ черное тело,
	длинные крылья	зачаточные крылья
	Gg Ll	gg ll

Га(анализир.) 41,5% серое тело, длинные крылья;
 41,5% черное тело, зачаточные крылья;
 8,5% серое тело, зачаточные крылья;
 8,5% черное тело, длинные крылья.

Т. Х. Морган, объясняя полученные результаты, предположил, что гомологичные хромосомы, образующие на первой стадии мейоза хиазмы (перекресты), способны обмениваться отдельными участками в результате возникающих разрывов и последующих рекомбинаций. Это явление было названо *кроссинговером*. Оно приводит к тому, что аллели из гомологичных хромосом меняются друг с другом местами.

Таким образом, в данном случае, кроме «нормальных» гамет GL и gl, образуются (в гораздо меньшем количестве) гаметы GI и gL. Именно они и определяют появление «неожиданных» особей.

Процесс обмена участками между гомологичными хромосомами приводит к *генетической рекомбинации*. Особей, образующихся из гамет с новым сочетанием аллелей, называют *рекомбинантными*.

Чем дальше друг от друга на хромосоме расположены гены, тем чаще между ними происходит кроссинговер и тем выше процент появляющихся рекомбинант-

ных особей. На этом явлении основано построение генетических карт — определение последовательности расположения генов в хромосоме и примерного расстояния между ними.

5.3.3. Взаимодействие генов

Более поздними исследованиями было показано, что, кроме сцепления, отклонения от менделевского наследования вызываются еще рядом причин, одной из которых являются эффекты, связанные с взаимодействием генов.

Оказалось, что как аллельные, так и неаллельные гены способны взаимодействовать друг с другом, вызывая появление новых признаков.

Взаимодействие аллельных генов

Неполное доминирование — явление, при котором доминантный ген не полностью подавляет работу рецессивного, в результате развивается промежуточный признак.

Примером может служить окраска цветка у растения ночная красавица с расщеплением по фенотипу в F2 1 : 2 : 1.

Р	♀ красный	× ♂ белый	
	цветок	цветок	
	AA	aa	
F1			
фенотип:	розовый цветок		
генотип:	Aa		
гаметы:	A	A	
	×		
	a	a	
F2 фенотип:	1/4 красный	2/4 розовый	1/4 белый
	цветок	цветок	цветок
генотип:	AA	Aa	aa

Множественный аллелизм — явление существования более двух альтернативных аллельных генов, имеющих различные проявления в фенотипе. Например, четыре группы крови у человека определяются сочетанием в генотипе аллелей A, B и O одного и того же гена I.

Взаимодействие неаллельных генов

Комплементарное взаимодействие — (взаимодополнительное действие генов) — явление, когда признак развивается только при взаимном действии двух доминантных неаллельных генов, каждый из которых в отдельности не вызывает развития признака.

Пример: окраска цветка

P ♀ белый × ♂ белый

aaBB AAbb

F1 пурпурный
AaBb

F2 9 пурпурных : 7 белых
9A-B- : 3aaB-, 3A-bb, 1aabb

Расщепление по фенотипу 9 : 7

Комбинативное взаимодействие — явление, когда два неаллельных гена, взаимодействуя между собой, обуславливают развитие нового признака, при этом каждый ген имеет собственное фенотипическое проявление.

Пример: форма гребня у кур

P ♀ розовидный × ♂ гороховидный

гребень гребень

AAbb aaBB

F1 ореховидный
AaBb

F2 9 ореховидных:3 розовидных:3 гороховидных:1 листовидный
A-B- A-bb aaB- aabb

Расщепление по фенотипу 9:3:3:1.

Эпистаз — тип взаимодействия генов, при котором один ген подавляет действие другого неаллельного гена.

Пример: окраска кур (ген А ответственен за черную окраску, ген I подавляет действие гена А).

P белая × белая

AAIi aaII

F1 белая
AiIi

F2 13 белых : 3 черных
9A-I- : 3aaI- : 1aaII : 3A-ii

Расщепление по фенотипу 13 : 3

Полимерия — явление, когда несколько неаллельных генов отвечают за сходное воздействие на развитие одного и того же признака. Чем больше таких генов присутствует в генотипе, тем ярче проявляется признак. Часто явление полимерии наблюдается при наследовании количественных признаков — удоиность коров, яйценоскость, вес тела и т. д.

Плейотропия — множественное действие гена. В этом случае один ген отвечает за развитие нескольких признаков.

5.3.4. Внеядерное наследование

Мы уже говорили, что в клетках эукариот есть две органеллы с собственным генетическим аппаратом — митохондрии и хлоропласты (последние только у растительных клеток). Специальных механизмов равномерного распределения этих органелл в делящейся клетке нет, поэтому одна дочерняя клетка может получить одну генетическую информацию, а вторая — совершенно другую.

5.4. Изменчивость

Под *изменчивостью* обычно понимают разнообразие свойств и признаков у особей различной степени родства (наиболее часто изменчивость рассматривают по отношению к популяции и виду). Кроме того, термином *изменчивость* часто обозначают способность живых организмов изменять свои свойства и признаки.

Традиционно выделяют наследственную (генотипическую) и ненаследственную (модификационную) изменчивости.

5.4.1. Модификационная изменчивость

Этот тип изменчивости характеризуется следующими особенностями:

- ♦ затрагивает только фенотип — генотип особи изменениям не подвергается;
- ♦ определяется условиями существования;

- ♦ часто (но не всегда, например, морфозы) носит приспособительный характер к условиям среды.

Говоря о модификационной изменчивости, важно иметь в виду, что речь идет об *индивидуальных* изменениях.

Существование ненаследственной изменчивости приводит к тому, что под влиянием различных условий окружающей среды даже особи с идентичным генотипом могут обнаруживать различные фенотипические особенности.

Дело в том, что наследуется не сам признак, а лишь способность к его развитию, причем в зависимости от условий среды признак может проявляться в различной степени. Эти границы варьирования признака называют *нормой реакции*. Таким образом, принято говорить, что наследуется определенная норма реакции.

Нормы реакции различных признаков неодинаковы. Одни признаки, главным образом качественные (например, пятипалость руки человека), обладают очень узкой нормой реакции, которая допускает единственно возможный вариант реализации (у нас на руке не может быть 4 или 6 пальцев, если такое случается, то это врожденная патология или результат травмы, а не норма реакции). Норма реакции других признаков, в основном количественных (удойность коров, яйценоскость кур), очень широка.

Иногда ненаследственная изменчивость бывает вызвана нарушениями в работе тех или иных генов, приводящими к морфофункциональным изменениям организма — морфозам. Такого рода отклонения от нормы не носят приспособительного характера.

5.4.2. Генотипическая изменчивость

Генотипическая изменчивость характеризуется тем, что:

- ♦ передается по наследству;
- ♦ генотип особи подвергается изменениям;
- ♦ носит случайный характер.

В зависимости от причины изменения генотипа выделяют две формы генотипической изменчивости: мутационную (в результате мутаций) и комбинативную (как следствие новых комбинаций генов).

Комбинативная изменчивость

Комбинативная изменчивость является результатом появления у потомков новых комбинаций генов, унаследованных от родителей. В основе этого типа изменчивости лежит генетическая рекомбинация, происходящая во время мейоза.

Мутационная изменчивость

Мутаций — качественные или количественные изменения ДНК клеток организма, приводящие к изменениям их генотипа. Мутационная теория была создана голландцем Гуго де Фризом, который и ввел этот термин. Начав в 1901 г. изучение наследования признаков у растений ослинника, он обнаружил, что, несмотря на то, что обычно удавалось предсказать появление растения с тем или иным фенотипом, иногда появлялись формы, имеющие признаки, не наблюдавшиеся в предыдущих поколениях. Ученый предположил, что такие аномалии связаны с возникновением каких-то фенотипически проявляющихся изменений в генотипе, которые, кроме того, могут передаваться потомству.

Охарактеризуем мутации.

- ♦ Мутации — внесалпные скачкообразные изменения наследственных факторов.
- ♦ Представляют собой стойкие изменения наследственного материала.
- ♦ Качественные изменения, они, как правило, не образуют непрерывного ряда вокруг средней величины.
- ♦ Представляют собой ненаправленные изменения генотипа — они могут быть полезными (очень редко), вредными (большинство мутаций) и безразличными для данных условий существования организма.

♦ Могут повторяться.

Возникающие мутации могут передаваться по наследству в ряду поколений. При половом способе размножения это касается только лишь изменений генетического материала половых клеток и их предшественников (генеративные мутации), в то время как мутации соматических клеток (соматические мутации) остаются «достоянием» особи-носителя. Однако у организмов, размножающихся вегетативным путем, соматические мутации могут передаваться потомкам. Этот факт имеет огромное значение для селекции растений.

Существует несколько принципов классификации мутаций. Различают следующие их типы:

- ♦ по изменению генотипа:
 - а) генные,
 - б) хромосомные,
 - в) геномные.
- ♦ по изменению фенотипа:
 - а) морфологические,
 - б) биохимические,
 - в) физиологические,
 - г) летальные и т. д.
- ♦ по отношению к генеративному пути:
 - а) соматические,
 - в) генеративные.
- ♦ по поведению мутации в гетерозиготе:
 - а) доминантные,
 - б) рецессивные.
- ♦ по локализации в клетке:
 - а) ядерные,
 - б) цитоплазматические.
- ♦ по причинам возникновения:
 - а) спонтанные,
 - б) индуцированные.

Генные (точечные) мутации

Точечные мутации связаны с изменением нуклеотидной последовательности ДНК одного гена. Известны 2 их механизма: замена одного основания на другое и

изменение количества нуклеотидов — выпадение или вставка одного из них и, как следствие, изменение рамки считывания при транскрипции. Второй механизм приводит к более серьезным последствиям, поскольку при этом во время транскрипции происходит чтение совершенно иных триплетов и синтезируется белок с иной аминокислотной последовательностью. Если, например, в исходной последовательности ...ААТ ГГЦ АЦГ ТАГ Г... произойдет выпадение тимидина в третьем положении — ...ААГ ГЦА ЦГТ АГГ..., то вместо аминокислотной последовательности *лей-про-цис-мет* синтезируется последовательность *фен-арг-ала-сер*.

Хромосомные мутации

Этот тип мутаций связан со структурными изменениями хромосом. Не следует путать эти мутации с кроссинговером, при котором гомологические хромосомы обмениваются участками.

Делеция — это утрата хромосомой некоторого участка, который затем обычно уничтожается:

$A, B, B, G, D, E \rightarrow A, B, B, G, D$

В гомозиготном состоянии делеции обычно летальны, поскольку утрачивается довольно большой объем генетической информации.

Дупликация — удвоение участка хромосомы.

$A, B, B, G, D \rightarrow A, B, B, B, B, G, D$

Эти мутации часто возникают вследствие нарушения обмена участков между гомологичными хромосомами при конъюгации. Дупликации не обязательно наносят вред организму. В ряде случаев они позволяют увеличить набор генов, повышая генетическое богатство популяции.

Инверсия — поворот отдельного фрагмента хромосомы на 180°; при этом число генов в хромосоме остается прежним, а изменяется лишь их последовательность. Несмотря на кажущуюся «безобидность» такого преобразования, оно может являться причиной нарушения процесса конъюгации во время мейоза, действуя как «ингибитор кроссинговера», а в некоторых случаях приводя к формированию нежизнеспособных гамет.

$A, B, \underline{B}, G, D, E \rightarrow A, B, D, G, B, E.$

Транслокация — обмен участков между негомологичными хромосомами.

$A, \underline{B}, B, G, D. \quad K, L, M, G, D.$

$\rightarrow$

$K, L, M, H, O. \quad A, B, B, H, O.$

В результате транслокации изменяются группы сцепления и нарушается гомологичность хромосом. Гетерозиготы по транслокациям частично стерильны — обладают пониженной плодовитостью — вследствие ненормального протекания конъюгации в процессе образования гамет.

Транспозиция — перемещение небольшого участка внутри одной хромосомы.

$A, B, B, G, \dots, \underline{M}, H, O. \rightarrow A, B, B, M, G, \dots, H, O.$

Геномные мутации

Этот тип мутаций связан с изменением числа хромосом. Выделяют:

- ♦ автополиплоидию;
- ♦ аллополиплоидию;
- ♦ анеуплоидию.

Автополиплоидия — кратное увеличение гаплоидного набора хромосом в клетке. В результате автополиплоидии образуются полиплоидные организмы — триплоиды, тетраплоиды и т. д. Чаще всего полиплоидами являются растения (реже животные).

Этот тип мутаций может возникать при выпадении цитокинеза, завершающего процесс митоза; отсутствии редукционного деления во время мейоза, либо в случае разрушения веретена деления при делении клеток. Как правило, автополиплоидия сопровождается увеличением размеров организма, но понижением его фертильности из-за того, что при мейозе образуются гаметы с несбалансированным набором хромосом.

Алло (амфи-)полиплоидия — кратное увеличение числа хромосом у гибридов, полученных в результате скрещивания разных видов (при автополиплоидии происходит увеличение хромосомного материала, принадлежащего одному виду).

Примером может служить отдаленная гибридизация (скрещивание особей разных видов) ржи и пшеницы, в результате которой образуются гибриды со смешанным геномом, состоящим из гаплоидного набора хромосом ржи (обозначим его m) и гаплоидного набора хромосом пшеницы (обозначим его n) — $m + n$. Полученные таким образом организмы жизнеспособны, но стерильны.

Для восстановления фертильности необходимо удвоить количество хромосом каждого вида, т. е. получить аллополиплоидную форму — $2m + 2n$.

Анеуп (гетеро-)плоидия — увеличение числа хромосом, не кратное гаплоидному. Это мутация, при которой одна (или несколько) хромосом нормального набора отсутствует, либо, напротив, имеется в избытке.

Если отсутствует пара гомологичных хромосом, говорят о явлении нуллисомии по этой хромосомной паре, если отсутствует одна хромосома из пары, говорят о моносомии, если же содержится третья хромосома, дополнительная к паре гомологичных, говорят о трисомии.

Моносомиики, а тем более нуллисомиики почти всегда нежизнеспособны, исключения составляют некоторые полиплоидные растения (например, табак или пшеница, у которых получены все возможные варианты нуллисомиков). У человека нуллисомия не описана, а моносомия возможна только по паре половых хромосом (синдром Шерешевского—Тернера — XO), все остальные варианты летальны.

Примером трисомии является синдром Дауна (трисомия по 21-й паре) (см. ниже).

5.5. Генетика пола

Пол — это совокупность признаков и свойств организма, определяющих его участие в размножении.

Пол особи может определяться:

- а) до оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом (прогамное определение пола);
- б) в момент оплодотворения (сингамное определение пола);

в) после оплодотворения (эпигамное определение пола).

До оплодотворения пол определяется у некоторых организмов в результате деления яйцеклеток на быстро и медленно растущие. Первые (более крупные) после слияния с мужской гаметой дают самок, а вторые (мелкие) — самцов. У коловраток, способных размножаться, помимо обычного полового размножения с оплодотворением, партеногенетически, часть партеногенетических яйцеклеток во время развития лишается половинного хромосом. Из таких яиц развиваются самцы, а оставшая часть дает начало самкам.

У морского кольчатого червя бонеллия определение пола происходит в процессе онтогенеза: если личинка садится на дно, из нее развивается самка, а если прикрепляется к хоботку взрослой самки, то самец.

У подавляющего же большинства эукариот пол закладывается в момент оплодотворения и определяется генотипически хромосомным набором, который зигота получает от родителей. Клетки мужских и женских особей животных различаются по паре хромосом. Эту пару называют *половыми хромосомами (гетеросомами)* в противоположность остальным — *аутосомам*. Половые хромосомы принято обозначать как X- и Y-хромосомы. В зависимости от их сочетания у мужских и женских организмов различают 5 типов хромосомного определения пола:

- 1) ♀ XX, ♂ XO (0 обозначает отсутствие хромосом) встречается у видов *Protenor* (насекомые);
- 2) ♀ XX, ♂ XY — он характерен, например, для дрозофилы, млекопитающих (в том числе и для человека);
- 3) ♀ XY, ♂ XX — этот тип определения пола характерен для бабочек, птиц, рептилий;
- 4) ♀ XO, ♂ XX — наблюдается у тли;
- 5) гапло-диплоидный тип (♀ 2n, ♂ n) встречается, например, у пчел: самцы развиваются из неоплодотворенных гаплоидных яйцеклеток, самки — из оплодотворенных диплоидных.

Конкретные механизмы, связывающие развитие мужского или женского пола с определенным сочетанием половых хромосом, у разных организмов различны. У человека, например, пол определяется наличием Y-хромосомы: в ней есть ТДФ-ген, он кодирует тестикул-детерминирующий фактор, который определяет развитие мужского пола. У дрозофилы же в Y-хромосоме находится ген фертильности, ответственный за плодовитость самца, а пол определяется балансом числа X-хромосом и числа наборов аутосом (обычный диплоидный организм содержит, соответственно, два набора аутосом). В X-хромосомах расположены гены, определяющие развитие по пути самки, а в аутосомах — по пути самца. Если отношение количества X-хромосом к количеству наборов аутосом равно 0,5; то развивается самец, а если — 1, то самка.

Помимо нормальных самцов и самок иногда появляются *интерсексы* — особи, по своим половым признакам занимающие промежуточное положение между мужским и женским полом (не путать с гермафродитами!). Это может быть вызвано как анеуплоидией по половым хромосомам в гаметах, так и различными нарушениями (например, гормональными) в процессе дифференцировки пола.

У большинства организмов среди потомков получается 50% самцов и 50% самок, так как в норме расщепление по полу подчиняется законам обычного моногибридного скрещивания между гомо- и гетерозиготой, для гибридов которого характерно расщепление в соотношении 1 : 1.

Наследование и пол

В половых хромосомах, помимо генов, определяющих развитие пола, локализуются «обычные» фенотипические гены. Особенности их наследования определяются тем, что они составляют группу сцепления ге-

теросом. Явление сцепленного с полом наследования было открыто Т. Х. Морганом, который обнаружил, что наследование окраски глаз у дрозофилы находится во взаимосвязи с полом родителей — результаты прямого и обратного скрещивания были неодинаковы. Проведя ряд экспериментов, ученый пришел к выводу, что в Y-хромосоме самца не содержится участка, кодирующего окраску глаз (см. рис. 5.2).



Рис. 5.2

У человека сцепленными с полом являются такие аномалии, как дальтонизм и гемофилия. Поскольку рецессивные гены этих заболеваний локализованы в X-хромосомах, ими чаще болеют мужчины; женщины же обычно гетерозиготны и по этой причине не болеют.

Если ген локализован в Y-хромосоме, ему в клетке нет гомологичной аллели, такой организм называют *гемизиготой*.

Некоторые гены могут находиться и не в половых хромосомах, однако их проявление будет зависеть от пола особи: у одного пола признак проявится, у другого — нет. Такие признаки называют *признаками, ограниченными полом*. К ним относятся, например, наличие рогов у оленей (самцы рогаты, а самки безроги) или яйценоскость птиц, которая проявляется только у самок. Обычно проявление признака, ограниченного полом, зависит от гормонального статуса организма, в первую очередь, от соотношения половых гормонов.

5.6. Генетика человека

Генетика человека — самостоятельный раздел генетики, посвященный изучению генома человека, составлению его генетических карт, определению функций определенных генов, исследованию закономерностей наследования различных признаков и т.д.

Одним из важнейших подразделов генетики человека является медицинская генетика, изучающая генетические отклонения. К настоящему времени известно большое количество врожденных и обусловленных нарушениями в генетическом аппарате заболеваний. Такие нарушения могут возникать на всех уровнях организации генома: от замены единственного нуклеотида до потери целых хромосом. Например, хорошо изучена серповидно-клеточная анемия, при которой в шестом кодоне гена β-цепи гемоглобина происходит замена аденина на тимин, что сопровождается встраиванием в синтезируемую белковую цепь валина вместо глутаминовой кислоты. Это приводит к нарушению строения молекул гемоглобина, их полимеризации, деформации эритроцитов, вследствие чего они приобретают серповидную форму.

Использование достижений молекулярной биологии и генетики позволило создать дородовую диагностику некоторых наследственных заболеваний, в частности серповидно-клеточной анемии. Однако лечение генетических болезней все еще остается делом будущего. На современном же этапе медицины лишь в некоторых случаях способны оказать помощь по облегчению течения заболевания, применяя симптоматическое лечение.

Рассмотрим ряд заболеваний, связанных с изменением числа хромосом.

Хотя известно несколько случаев рождения живых триплоидов и тетраплоидов (проживших, правда, всего несколько месяцев), в целом полиплоидия и гаплоидия несовместимы с жизнью человека. Нуллисомия у человека не описана. Моносомия по любой паре аутосом летальна.

Трисомия по соматическим хромосомам во всех случаях влечет за собой катастрофические последствия.

Синдром Дауна (трисомия по 21-й паре хромосом) — тяжелое заболевание, для которого характерна значительная умственная отсталость, физическое недоразвитие, пониженный мышечный тонус, косые глазные щели с особой складкой (монголизм) и др. Синдром сопровождается нарушением функций почти всех эндокринных желез, повышенным содержанием пуринов в крови и рядом других патологических изменений.

Продолжительность жизни больных с синдромом Дауна в настоящее время составляет около 30 лет, это связано с тем, что основными причинами их смерти являются инфекционные заболевания, сопротивляемость к которым у больных резко снижена, и порок сердца, но с ним медицина все успешнее справляется.

Кроме синдрома Дауна описаны еще две патологии: синдром Эдвардса (трисомия по 18-й паре хромосом) и синдром Патау (трисомия по 13-й паре) — еще более тяжелые заболевания, чем синдром Дауна. Новорожденные живут всего несколько месяцев. Трисомии по другим аутосомам единичны. Очевидно, они летальны еще при внутриутробном развитии.

Нарушение числа половых хромосом

Заболевания, вызванные изменениями числа половых хромосом, протекают гораздо мягче, чем аутосомные аномалии. Они обычно сопровождаются снижением умственных способностей и стерильностью. Известны различные синдромы, связанные с нарушениями числа гетеросом.

Синдром Клайнфельтера встречается в двух формах: полисомия по X-хромосоме и полисомия по Y-хромосоме при единственной второй гетеросоме.

Больные XXУ (кариотип 47, XXУ) — мужчины женоподобного сложения, бесплодны, психически нормальны, но болтливы, склонны драматизировать свои переживания.

Больные ХУУ (кариотип 47, ХУУ) — нормальные мужчины, высокие, умственно и психически нормаль-

ны, хотя склонны к импульсивным насильственным действиям.

Синдром Шерешевского—Тернера характерен только для женщин, поскольку определяется моносомией по половым хромосомам (кариотип 45, Х0). Больные умственно нормальны, хотя постоянно находятся в состоянии легкой эйфории; вполне жизнеспособны, но стерильны из-за значительного недоразвития яичников и матки.

Известны варианты полисомии по X-хромосоме у женщин. Трисомии (47, ХХХ) обычно вполне нормальны и фертильны. Тетрасомия (48, ХХХХ) приводит к умственной отсталости разной степени. Пентасомия (49, ХХХХХ) всегда сопровождается тяжелыми поражениями организма и умственных способностей.

5.7. Генетика популяций

Популяционная генетика изучает действие генетических законов на популяционном уровне и тесным образом связана с эволюционным учением.

Совокупность генотипов всех особей популяции составляет генофонд этой популяции. А под *генетической структурой* популяции понимают соотношение в ней различных генотипов и частот аллелей.

Частота аллеля — это фактически его доля в общей сумме аллелей данного гена. Сумма же частот всех аллелей одного гена равна единице. Так, для гена с двумя аллельными формами, если доля рецессивного аллеля *b* составляет $\frac{3}{4}$, то все остальное количество ($\frac{1}{4}$) приходится на доминантный аллель *B*. Обычно частоты аллелей принято выражать в долях единицы. В нашем случае, обозначив частоту доминантного аллеля через *p*, а рецессивного — через *q*, можно записать:

$$p = 0,25, q = 0,75, p + q = 1.$$

Зная частоты аллелей, можно вычислить частоты генотипов (а следовательно, и относительную долю особей, имеющих данный генотип) в популяции (рис. 5.3). Соотношение между частотами генотипов было выведе-

но независимо друг от друга английским математиком Дж. Харди и немецким врачом В. Вайнбергом и получило название *закона Харди—Вайнберга*. В математическом виде он выглядит так:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где p и q — частоты доминантного и рецессивного аллелей соответственно, p^2 — частота гомозиготного доминантного генотипа, $2pq$ — частота гетерозиготного генотипа, q^2 — частота гомозиготного рецессивного генотипа.

Частоты аллелей (к закону Харди—Вайнберга)

♂

	(p) A	q (a)
♀ (p) A	(p ²) AA	(pq) Aa
q (a)	(pq) Aa	(q ²) aa

Рис. 5.3

Для генов, имеющих более двух аллелей, как, например, при наследовании групп крови системы АВО у человека, частоты генотипов можно рассчитать по формуле: $(p + q + r)^2 = 1$, где p , q , r — соответствующие частоты аллелей.

В биологическом плане закон Харди—Вайнберга отражает распределение генотипов в популяциях и означает, что рекомбинация не изменяет соотношения различных аллелей в популяции, так как установившиеся после второго скрещивания частоты аллелей остаются одинаковыми из поколения в поколение, если соблюдаются следующие условия:

1) популяция велика;

- 2) в популяции осуществляется *панмиксия* — свободное скрещивание;
- 3) различные генотипы одинаково жизнеспособны и способны к размножению, т. е. отсутствует отбор;
- 4) мутаций не происходит или они элиминируют друг друга;
- 5) нет оттока или притока новых генотипов в популяцию.

Очевидно, что популяций, удовлетворяющих этим условиям в течение длительного времени, в природе не существует. Мутации происходят всегда, а меняющиеся условия среды также обычно оказывают предпочтение определенным фенотипам. Несмотря на эти ограничения, формулой Харди—Вайнберга удобно пользоваться для описания некоторых генетических явлений.

Факторы, изменяющие генетическую структуру популяции

Кроссинговер, независимое распределение хромосом в мейозе и свободное скрещивание обеспечивают лишь перетасовку генов, не изменяя при этом частоты аллелей в популяции. В эволюционном же плане изменение частоты существующих аллелей и появление новых играют чрезвычайно важную роль, так как создают основу для эволюционных преобразований. Рассмотрим ряд факторов, изменяющих генетическую структуру популяций.

Мутации. Мутации — внезапные скачкообразные изменения генов, являясь источником возникновения новых аллелей, служат основной предпосылкой изменения генетической структуры популяции.

Сама по себе мутация гена — событие достаточно редкое, но, приняв во внимание общее число генов в генотипе каждого организма, количество особей в популяции и протяженность процессов во времени, мы получим достаточно большую величину количества мутаций.

Неравная жизнеспособность особей. Мы уже говорили, что определенные условия среды способствуют за-

креплению в ряду поколений тех или иных случайным образом возникших признаков. Изменение этих условий приводит к тому, что ранее выгодные признаки становятся бесполезными и даже вредными, и наоборот, ранее бесполезные становятся жизненно важными. В таком случае говорят, что особи подвергаются действию отбора по данному признаку.

Неслучайное скрещивание. Действие естественного отбора приводит к возникновению у животных и растений специальных механизмов, обеспечивающих преимущественное, по сравнению с другими особями вида, скрещивание организма, обладающего тем или иным геном или набором генов. Так, цветки, в которых образуется больше нектара, чаще посещаются насекомыми, что повышает вероятность перекрестного опыления. Многие поведенческие механизмы, связанные с половым отбором у животных (токование глухарей, трели соловьев, брачные турниры оленей), также способствуют неодинаковой вероятности скрещивания у разных особей.

В отсутствие панмиксии, например, у самоопыляющихся растений, наблюдается следующая картина. И гомо- и гетерозиготные особи нормально размножаются, однако гомозиготы образуют только гомозигот, а гетерозиготы расщепляются. Таким образом, при самооплодотворении частота гетерозигот постепенно падает. На этой закономерности основано выведение чистых линий растений.

Дрейф генов. О дрейфе генов говорят, когда изменения частоты аллелей случайны и не зависят от действия отбора. Дрейф генов проявляется в небольших популяциях и чаще всего связан с резким изменением численности особей (например, в результате внезапного изменения климата или вспышки заболевания); при ее падении случайным образом могут погибнуть особи с одними признаками, а при увеличении — размножиться особи с другими. Это приведет к изменению соотношения генов и частот аллелей.

Миграции. Миграции особей из одной популяции в другую приводят к изменению частот аллелей в обеих популяциях.

5.8. Генетика и селекция

Селекция — наука, отрасль практической деятельности, направленная на создание пород животных, сортов растений, штаммов грибов и бактерий, обладающих ценными для человека свойствами. Эти свойства могут быть самыми различными: урожайность, засухо- и морозоустойчивость, масляничность у растений; плодовитость, яйценоскость, удоинность у животных; продукция определенных химических веществ у бактерий и т.д.

Селекция занимается:

- ♦ изучением многообразия живых организмов;
- ♦ анализом закономерностей наследования и изменчивости признаков;
- ♦ изучением роли окружающей среды в проявлении признаков;
- ♦ разработкой систем искусственного отбора.

В процессе селекции используется как получение генетически новых организмов, так и отбор организмов с заданными свойствами.

В основе селекции лежит генетическая изменчивость живых существ — способность их генома к изменениям. Как уже говорилось выше, генотипическая изменчивость складывается из комбинативной и мутационной.

Посредством различных скрещиваний получают гибридов с необходимыми комбинациями генов. Например, у норки окраска меха кодируется по меньшей мере пятью генами, а различные комбинации этих генов определяют более десятка цветов меха (алеутская, платиновая, сапфир, жемчужная и т.д.), у пшеницы можно различным образом сочетать качество зерна и стебля, у кукурузы — величину початка и расположение зерен в нем, у гороха — тип куста и форму семян.

Важнейшим источником изменчивости в природе являются мутации. В селекции используются как естественные, так и индуцированные мутации. Например, у дикого вида люпина были обнаружены мутанты с безалколоидными семенами. Из них путем искусственного отбора был выведен безалколоидный сорт люпина. На

яблоне сорта Антоновка Могилевская И.В. Мичурин обнаружил ветвь с очень крупными плодами (соматическая мутация). Этот побег стал основой сорта Антоновка шестисотграммовая. Индуцированные мутации, получаемые при использовании различных мутагенов, открывают новые возможности для создания неоднородности в исходном генетическом материале.

В селекции, особенно в растениеводстве, широко используются геномные мутации — авто- и аллополиплоидию. Автополиплоиды обычно обладают повышенными размерами и массой (урожайностью), но имеют пониженную фертильность. Существуют триплоидные и тетраплоидные формы многих культурных растений — свеклы, мака, кукурузы и др. Аллополиплоидизация позволяет устранить отдельные недостатки отдаленной гибридизации (стерильность гибридов) и получить новые устойчивые сорта. Аллополиплоидом (амфидиплоидом) является сорт тритикале (гибрид пшеницы и ржи). Амфидиплоид двух видов табака иммунен к мучнистой росе и табачной мозаике и обладает неповторимым ароматом.

Селекция грибов и бактерий тесно связана с биотехнологией. В ней на основе генной инженерии создают организмы, способные к синтезу различных химических веществ (антибиотиков, человеческого инсулина и интерферона, аминокислот и др.), устойчивые к определенным химическим агентам, и т.д.

Системы скрещивания в селекции

Скрещивание — необходимое условие для осуществления комбинативной изменчивости. Оно позволяет сочетать в потомстве ценные признаки обоих родителей и избавляться от ненужных свойств. В зависимости от степени родства родителей, выделяют несколько типов скрещивания:

1. родственное скрещивание;
2. неродственное скрещивание:
 - а) внутривидовое (внутрисортовое),
 - б) отдаленная гибридизация.

Родственное скрещивание — это скрещивание особей, состоящих в близком родстве: родители — дети, брат — сестра. Родственное скрещивание у животных обозначают термином *инбридинг*, в растениеводстве самоопыление растений — *инцухт*. Однако часто термином инбридинг обозначают близкородственное скрещивание вообще. Длительный инбридинг сопровождается гомозиготизацией потомства, т. е. все большее число генов присутствует в одной из возможных аллельных форм. Чем меньшее количество генов ответственно за развитие признака и чем дальше степень родства, тем медленнее наступает гомозиготность. Однако, следует иметь в виду, что абсолютной гомозиготности не наблюдается никогда, поскольку всегда возникают мутации. Путем применения инбридинга выводят *чистые линии* — гомозиготные формы одного сорта.

Неродственное скрещивание (аутбридинг) — скрещивание неродственных особей, которые могут принадлежать к одной или разной породе или сорту, и даже к разным видам и родам. Если инбридинг приводит к фиксации определенных признаков в ряду поколений, то за счет аутбридинга осуществляют объединение различных свойств в одном организме. Одним из важнейших следствий аутбридинга является гетерозиготизация, при которой большое число генов генофонда группы организмов присутствует в двух или более аллельных формах.

Для сельского хозяйства ценен один из эффектов аутбридинга — гетерозис. *Гетерозис* — явление резкого увеличения жизненной силы у гибридов, полученных при скрещивании родителей двух чистых линий. Под жизненной силой при этом подразумевают плодовитость, выживаемость и ряд других свойств. Наиболее сильно гетерозис проявляется у гибридов первого поколения, после чего в ряду поколений достаточно быстро исчезает. Биологические механизмы гетерозиса еще не достаточно изучены. Выдвинуто несколько гипотез, однако ни одна из них не дает исчерпывающего объяснения этому явлению. Для усиления гетерозиса также используют метод двойной межлинейной гибридизации, при этом

скрещивают гибридов, полученных от скрещивания чистых линий.

Отдаленная гибридизация — скрещивание особей, относящихся к разным видам и родам. Ее применение позволяет получать особей с уникальным сочетанием признаков, характерных для разных видов. Несмотря на то, что в природе существуют механизмы, препятствующие межвидовому скрещиванию, в некоторых случаях все-таки удается получать потомство (например, мул — гибрид от лошади и осла). Часто, однако, существенным недостатком таких гибридов является их стерильность, хотя и это иногда может быть преодолено в результате аллодиплоидизации.

Отбор в селекции

Отбор — второй основной метод в селекции; под ним понимают выборочное сохранение и размножение особей с ценными для человека свойствами. Поскольку он осуществляется человеком, очевидно, что это искусственный отбор.

Само по себе создание генетически гетерогенных популяций растений и животных дает небольшой эффект для сельского хозяйства. Лишь отбор — селективное, преимущественное использование и размножение ценных для человека организмов позволяет создавать новые высокопродуктивные сорта и породы. В системе отбора различают индивидуальный и массовый отбор.

Массовый отбор — отбор организмов по фенотипу (внешним признакам) без проверки генотипа. Важнейшим критерием является проявление признака в данном поколении. Преимущества данного вида отбора — его быстрота и массовость.

Индивидуальный отбор осуществляется по генотипу, в этом случае оценивается потомство конкретного организма в ряду поколений. Он гораздо более эффективен, чем массовый отбор, хотя и требует большего времени. Индивидуальный отбор осуществляют двумя способами.

1. Проверка по потомству. При этом способе индивидуального отбора оценивают проявление признака в ряду поколений, т. е. надежность передачи потомству ценных качеств.
2. Сиб-селекция (от англ. sibling — родной брат или сестра) — отбор ведется по боковым родственникам: братьям и сестрам. Если у них наблюдают интересные качества, то на племя оставляют остальную часть приплода. В растениеводстве эту методику используют под названием «метода половинок».

Одним из основных принципов отбора вообще является тождественность условий среды обитания и среды, в которой осуществляется отбор. Совершенно бессмысленно, например, проводить отбор на засухоустойчивость в условиях высокой влажности.

Наследуемость

Одним из важных в селекции является понятие наследуемости и ее степени. *Наследуемость* — генетическая обусловленность изменчивости признака. Поскольку фенотип (совокупность признаков) организма определяется взаимодействием генотипа и условий среды, для большинства признаков имеет смысл говорить о степени наследуемости — вкладе генотипа в проявление признака.

Для количественного описания закономерностей фенотипического разнообразия был введен коэффициент наследуемости (h^2), который выражают в процентах (0—100%) или в долях единицы (0—1). $h^2=100\%$ означает, что все фенотипическое разнообразие популяции обусловлено разнообразием генотипов (генотипическая изменчивость). $h^2=0\%$ говорит о том, что фенотипическое разнообразие обусловлено воздействием среды (модификационная изменчивость). Разные признаки имеют различный коэффициент наследования. Так, у свиней живой вес при рождении имеет h^2 до 10% (признак обусловлен факторами среды), а для величины окорока $h^2=60—70\%$ (т. е. генетически обусловленный признак).

Очевидно, что знание коэффициента наследования

признаков является необходимым условием для эффективной селекции. Если его значение мало и проявление признака обусловлено факторами среды, отбор по генотипу неэффективен.

Таким образом, знание механизмов изменчивости и наследственности, закономерностей наследования и правильное использование различных форм отбора — необходимые условия для успешного проведения селекции.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

наследственность, изменчивость, фен, фенотип, генотип, гаплоидность, диплоидность, доминантный и рецессивный признак, законы Менделя, аллели, гомозиготность, гетерозиготность, закон Моргана, кроссинговер, взаимодействие генов и его типы, внеядерное наследование, фенотипическая изменчивость, генотипическая изменчивость, мутации, половые хромосомы, аутосомы, селекция, инбридинг, инцукт, аутбридинг, чистая линия, гетерозис, наследуемость.

Дайте ответы на вопросы:

1. Что такое генотип?
2. Что является материальной основой наследственности?
3. Какие негомолгичные хромосомы вы знаете?
4. Каковы основные причины несоблюдения законов Менделя?
5. Чем обусловлено сцепление генов?
6. Какие типы взаимодействия аллельных и неаллельных генов вы знаете?
7. Чем обусловлено явление внеядерного наследования?
8. Чем различаются фенотипическая и генотипическая изменчивость?
9. Перечислите формы мутационной изменчивости.
10. Каков тип определения пола у человека?
11. Какие генетические заболевания человека вы знаете?
12. Объясните сущность закона Харди—Вайнберга.
13. Для чего была «изобретена» селекция?
14. Что такое отбор в селекции и какие его формы вы знаете?
15. Для чего введен коэффициент наследуемости?

Глава 6. Эволюция

6.1. Развитие взглядов

Развитие биологии привело к колоссальной по своим масштабам трансформации взглядов на окружающую действительность, мир и все сущее в целом. На сегодняшний день значительная часть человечества придерживается мнения, что жизнь возникла и развивалась в соответствии с определенными, объективно существующими закономерностями и что все ее многообразие не результат гениального, но таинственного акта творения, а лишь итог длительного и постепенного превращения одних форм жизни в другие. Именно изучением развития жизни — причинами, закономерностями и механизмами — занимается теория эволюции.

В развитии эволюционных взглядов можно выделить несколько этапов.

Идея развития живой природы «стара как мир». Сам принцип развития, а не создания разных форм жизни встречается у многих философов практически всех цивилизаций: Месопотамия и Индия, Китай, Египет, Греция... Однако до середины XIX в. причинами развития видели «заложенное в живых организмах свойство к совершенствованию» либо «упражнения организма в ответ на воздействие среды» (Ж.-Б. Ламарк).

Выход в свет в 1859 г. книги Ч. Дарвина под названием «О происхождении видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» ознаменовало начало новой эры в развитии биологии. Учение Ч. Дарвина о естественном отборе явилось основой для создания новой парадигмы биологии и формирования эволюционного взгляда на окружающий мир. И хотя многие представления Ч. Дарвина подверглись критике, а значительная их часть трансформировалась, именно они явились отправной точкой для созда-

ния современных эволюционных учений. Заслуга Ч. Дарвина в том, что он предложил механизм «действия» эволюции и объяснил процесс развития и становления видов на основании представлений о естественном отборе. Дарвин считал, что все многообразие живых организмов сформировалось в процессе длительной эволюции из более примитивных форм.

Предпосылками возникновения учения Дарвина явилось накопление к тому времени богатого материала по палеонтологии, географии, геологии, биологии; развитие селекции; а также собственные наблюдения ученого во время кругосветного плавания на корабле «Бигль». Огромное воздействие на формирование взглядов Ч. Дарвина оказал труд священника Томаса Мальтуса «Трактат о народонаселении», в котором тот показал, что только наличие сдерживающих факторов ограничивает прогрессивный рост населения. Кстати, выражение «борьба за существование» тоже принадлежит Т. Мальтусу.

Ч. Дарвин был не первым, кто заметил, что близкородственные особи (одного вида) по внешним признакам похожи, но не идентичны друг другу, т. е. существует изменчивость признаков. Однако именно Дарвин придал ей важное значение. Он первым обратил внимание на изменчивость признаков в ряду поколений и изменчивость в течение жизни организмов. Первый вид изменчивости он назвал «неопределенной» (по современной терминологии — генотипическая изменчивость), второй — «определенной» (по современной терминологии — модификационная изменчивость).

Основываясь на способности особей к размножению в геометрической прогрессии и том факте, что до взрослого состояния доживает лишь малая часть многочисленного потомства, Ч. Дарвин сделал вывод о существовании «борьбы за существование», в ходе которой все слабые особи погибают. Под термином «борьба за существование» Дарвин подразумевал *«зависимость одного существа от другого ... и успех особи в оставлении после себя потомства»*.

В борьбе за существование, считал ученый, преимуществом обладают наиболее приспособленные к данным

условиям среды особи — они с большей вероятностью выживают и оставляют потомство, чем неприспособленные. Таким образом, осуществляется естественный отбор, который и приводит к формированию новых видов.

Учение Ч. Дарвина сводится к следующему:

- ♦ каждая особь того или иного вида обладает индивидуальностью (изменчивость);
- ♦ черты индивидуальности (хотя и не все) могут передаваться по наследству (наследственность);
- ♦ особи производят большее количество потомков, чем доживает до половой зрелости и начала размножения;
- ♦ предыдущий факт говорит о том, что в природе происходит *«борьба за существование»*;
- ♦ преимущество в борьбе за существование остается за наиболее приспособленными особями, которые имеют больше шансов оставить после себя потомство (естественный отбор);
- ♦ именно таким образом (в результате естественного отбора) происходило постепенное усложнение уровней организации жизни и возникновение видов.

Развитие биологии в XX в. и ее достижения в области генетики, молекулярной биологии, а также разработка экологических подходов привели к созданию различных концепций, среди которых, пожалуй, наиболее общепризнанной является *синтетическая теория эволюции* (СТЭ). В ней принципы Ч. Дарвина были взяты за основу, но значительно углублены и дополнены в соответствии с новыми знаниями.

Если по Ч. Дарвину процесс эволюции — это эволюция особей, то согласно СТЭ основной единицей эволюции считается популяция.

Существуют и другие взгляды, например, Р. Докинз считает, что «человек и все другие животные представляют собой машины, создаваемые генами», и что любой живой организм суть вместительница генов и способ их существования, борьбы и выживания. Процесс же эволюции фактически сводится к процессу создания наиболее эффективных машин выживания, позволяющих размножаться находящимся в них генам. «Я буду настаивать, —

пишет автор, — что основной единицей отбора, представляющей поэтому самостоятельный интерес, служит не вид, не группа и даже, строго говоря, не индивидуум. Основная единица — это ген, единица наследственности».

Но, естественно, образование нового вида не является конечной точкой эволюции. В связи с этим перед учеными возникают проблемы раскрытия механизмов, лежащих в основе более масштабных преобразований — возникновения основных планов строения. Поэтому принято рассматривать 2 различных уровня протекания эволюционного процесса — внутривидовой и надвидовой. Различают:

микроэволюцию — эволюционные процессы на уровне популяций, приводящие к образованию новых видов;
макроэволюцию — эволюцию надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы.

6.2. Микроэволюция

Согласно синтетической теории эволюции, эволюционный процесс рассматривается *«как происходящий под действием естественного отбора процесс изменения частот генов в генофонде популяции, что на уровне генотипов особей, составляющих эти популяции, приводит к накоплению и комбинированию полезных наследственных уклонений, определяющих фенотипические адаптации этих особей»*. Основой СТЭ является популяционная генетика.

Каждая популяция (подробно о популяции см. раздел «Сообщества») характеризуется определенной генетической структурой — соотношением числа генотипов и аллелей, которая описывается формулой Харди—Вайнберга:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1.$$

Закон Харди—Вайнберга, суть которого сводится к тому, что частоты аллелей в популяции не изменяются на протяжении неограниченного числа поколений, справедлив лишь при соблюдении ряда условий (см. «Гене-

тика популяций»); популяции, которые этим условиям удовлетворяют, стабильны и не эволюционируют.

На самом деле в реальных природных популяциях в течение долгого времени сразу все условия почти никогда не соблюдаются, соответственно частота аллелей изменяется, что и приводит к возникновению эволюционного процесса. Таким образом, изменение частот генов в популяции можно считать элементарным эволюционным явлением.

Нарушение условий равновесия Харди—Вайнберга приводит к эволюции популяции. Принято выделять следующие элементарные факторы эволюции:

- ◆ мутационный процесс;
- ◆ популяционные волны;
- ◆ рекомбинация;
- ◆ изоляция;
- ◆ отбор.

6.2.1. Элементарные факторы эволюции

Мутационный процесс

Мутации, приводящие к переходу гена из одного аллельного состояния в другое ($A \rightarrow a$) или к изменению гена вообще ($A \rightarrow C$), выступают непосредственной причиной изменения частоты данного гена (аллеля) в популяции. Несмотря на относительную редкость мутаций, они являются основным поставщиком «материала» для эволюции, и «давление», оказываемое мутационным процессом, существенно сказывается на генетической структуре популяции.

Мутации представляют собой ненаправленные изменения генотипа, и в большинстве случаев они вредны для организма.

Так как многие мутации являются рецессивными и часто находятся в гетерозиготном состоянии, не влияя таким образом на фенотип, их элиминации не происходит, и они постепенно могут накапливаться в генофонде популяции.

Возникающие мутации, благодаря рекомбинационным преобразованиям наследственного материала — половому процессу и мейотическому кроссинговеру, распространяются в популяции и оказываются в различных генотипах, приводя к генетической разнородности популяции, что является обязательным условием действия естественного отбора.

Популяционные волны

Популяционные волны (волны жизни) — колебания численности популяции, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения. В той или иной степени все виды подвержены действию популяционных волн. В качестве же эволюционного фактора они выступают, главным образом, в малочисленных популяциях. Это объясняется тем, что их эволюционное действие основано на случайном изменении генетической структуры популяции, т. е. на явлении дрейфа генов.

Популяционные волны могут быть обусловлены различными причинами:

- ♦ периодическими колебаниями уровня какого-либо фактора среды, в том числе сезонными изменениями;
- ♦ непериодическими изменениями условий существования, например, природными катастрофами, колебаниями пищевых ресурсов;
- ♦ заселением новых территорий (классическим является пример резкой вспышки численности завезенных в Австралию кроликов).

Рекомбинация

Рекомбинация генетического материала в результате процессов полового размножения является причиной появления новых сочетаний генов, часть из которых может иметь большее приспособительное значение, чем остальные. Возникшие благоприятные комплексы генов в дальнейшем подвергаются действию естественного отбора. Это в свою очередь приводит к изменению генетической структуры популяции.

Изоляция

Изоляция материнской и дочерней популяции нарушает панмиксию. В результате этого существующие различия генофондов данных популяций увеличиваются и закрепляются. Происходит процесс генотипической дифференцировки популяций в результате их разобщенности. Изолированные популяции подвергаются различному действию естественного отбора и постепенно превращаются в различные виды.

Выделяют две основные формы изоляции:

- ♦ пространственную;
- ♦ биологическую.

Пространственная изоляция может быть обусловлена наличием географических барьеров (горы, водные пространства, пустыни); а для малоподвижных популяций в качестве факторов изоляции могут выступать большие расстояния.

Причинами биологической изоляции могут являться:

- ♦ невозможность спаривания и оплодотворения;
- ♦ гибель зигот;
- ♦ стерильность потомства.

Они определяются различным временем половой активности; различиями в строении полового аппарата у животных или цветка у растений; этологическими отличиями (разной формой брачного поведения); а также генобиохимическими различиями гамет, при слиянии которых зигота погибает либо развивается гибрид, у которого затруднено либо вообще невозможно образование полноценных гамет.

Естественный отбор

Вышеописанные элементарные факторы эволюции, различаясь по механизмам и роли в эволюционном процессе, обладают одной общей чертой — ненаправленностью. Они вносят случайные изменения в соотношение частот аллелей в популяциях. Например, в результате мутации могут появиться особи с различной окраской, с длинными крыльями или вообще без крыльев, вне зависимости от того, какой фенотип «выгоднее» в данных условиях среды. Таким образом, элементарные факторы

создают базу для эволюции признаков, предоставляя «сырой материал» для действия естественного отбора.

Естественный отбор (в дальнейшем — просто отбор) обеспечивает протекание процесса эволюции в том или ином направлении. В результате его действия в популяции происходит увеличение относительного числа особей, обладающих определенным свойством или качеством. Естественный отбор определяют как *процесс дифференциального (выборочного) размножения генотипов*. Отбор «подхватывает» случайно возникшие полезные (для данных условий среды!) мутации и насыщает ими генофонд. В этом заключается направляющая роль отбора в эволюции. Не следует, однако, представлять себе направленность естественного отбора как существование некоего «генерального плана» у эволюции, она не обладает «даром предвидения». Все эволюционные изменения происходят вслед за изменениями условий существования, и отбор — это лишь реакция на изменения среды и приспособление к уже *существующим* условиям.

Следует подчеркнуть, что действию отбора подвергается не один или несколько признаков организма, а вся их совокупность, т. е. фенотип особи. Таким образом, естественный отбор — это отбор наиболее приспособленных к данным условиям среды фенотипов. Причем отбор лишь опосредованно воздействует на генотип, а его эволюционное действие проявляется только в том случае, когда он находит свое отражение в изменении численности оставляемого особью потомства, что приводит к сдвигу в соотношении частот аллелей в популяции.

Нужно иметь в виду, что приспособленность того или иного организма всегда относительна, так как при изменении условий среды ценность того или иного признака может значительно меняться.

Еще один важный момент — отбор не вызывает появления новых признаков (они возникают благодаря мутациям), а лишь способствует исчезновению или распространению уже существующих признаков в популяции.

Три фактора составляют предпосылки действия естественного отбора:

- ♦ генетическая разнородность особей, входящих в состав популяций (изменчивость);

- ♦ избыточность потомства (или прогрессия размножения);
- ♦ борьба за существование.

О первых двух факторах мы уже говорили, рассмотрим теперь понятие «*борьба за существование*». Под ним понимают весь комплекс взаимоотношений организма с условиями окружающей среды (абиотическими факторами), а также с другими организмами (биотическими факторами). Еще Ч. Дарвин выделял 3 основные формы борьбы за существование:

1. внутривидовую борьбу;
2. межвидовую борьбу;
3. борьбу с неблагоприятными факторами среды.

Борьба за существование не является «борьбой» в прямом смысле этого слова, фактически она представляет собой просто стратегию выживания и способ существования организма.

Различают несколько форм отбора.

Движущий отбор. Он закрепляет возникновение новых мутаций, вызывающих изменение средней величины признака, приводя к направленному изменению частот аллелей и генотипов в популяции. Движущий отбор действует главным образом в изменяющихся условиях среды и во время заселения новых территорий.

Стабилизирующий отбор. Эта форма отбора действует в относительно неизменных условиях среды, результатом такого отбора является элиминация крайних вариантов проявления признака, т. е. стабилизирующий отбор способствует сохранению и поддержанию средних значений признака.

Дизруптивный отбор. Эта форма отбора приводит к закреплению в популяции наиболее отклонившихся от среднего фенотипа форм.

6.2.2. Видообразование

Результатом микроэволюции является образование из популяций новых видов. Не претендуя на полноту формулировки, в общих чертах определим вид как совокупность занимающих определенный ареал популяций,

особи которых обладают сходными морфо-физиологическими и биохимическими особенностями, свободно скрещиваются друг с другом и дают плодовитое потомство. Выделяют 2 основных способа видообразования.

Аллопатрическое видообразование (его также называют географическим видообразованием) связано с возникновением пространственной изоляции между популяциями одного вида. Часто при расширении ареала вида и заселении новых местообитаний между популяциями возникают географические преграды (горы, реки и т. п.), приводящие к нарушению панмиксии между группами и разобщению их генофондов. С течением времени различия между популяциями становятся все более значительными, и они начинают существовать как самостоятельные виды. Примером аллопатрического видообразования являются различные виды вьюрков, населяющие Галапагосские острова.

Симпатрическое видообразование в противоположность аллопатрическому представляет собой способ видообразования, при котором возникновение видов происходит из популяций с перекрывающимися или совпадающими ареалами. В этом случае географическая изоляция между эволюционирующими группами отсутствует, а в качестве фактора эволюции выступает биологическая изоляция. Например, возникновение нескольких видов севанской форели объясняют существованием между особями сезонной изоляции, связанной с размножением.

В заключение добавим, что синтетическая теория эволюции, на принципах описания эволюционного процесса которой основывается изложенный материал, является лишь возможным вариантом объяснения эволюционного процесса. Причем, как и любое другое модельное построение, СТЭ имеет свои допущения. Одним из них, как отмечают некоторые ученые, является то, что между фенотипом и генотипом, а также между фенотипическим проявлением признака и приспособленностью к данным условиям среды существуют однозначные соответствия. Исходя из этого, можно приписывать тот или иной уровень приспособленности непосредственно генам.

6.3. Макроэволюция

Макроэволюция занимается рассмотрением развития таксонов надвидового уровня. Существует некоторая условность в выделении макроэволюции как раздела эволюционного учения. Ряд ученых даже считают деление эволюции на макро- и микро- не вполне оправданным, так как, по их мнению, в основе и той и другой лежат одинаковые принципы и механизмы. Тем не менее различия в масштабах рассмотрения позволяют на макроэволюционном уровне сделать некоторые обобщения и сформулировать ряд проблем, не попадающих в поле зрения микроэволюции. И это понятно. Представьте себе человека, рассматривающего картину И. И. Шишкина «Рожь» под микроскопом. В задачи макроэволюции входит также изучение основных направлений эволюционного развития, соотношения индивидуального и исторического развития организмов (онтогенеза и филогенеза) и др.

Учение о путях биологического прогресса было разработано русским ученым А. Н. Северцовым. Выделяются 2 основных пути эволюционного прогресса.

Ароморфоз — путь, при котором в группе развиваются принципиально новые признаки, позволяющие ей перейти в другую адаптивную зону (*ароморфозы*). Такими качественно новыми признаками и свойствами организмов явились на ранних этапах развития жизни появление автотрофного питания (в том числе фотосинтеза), возникновение аэробного дыхания, эукариотической клеточной организации и полового размножения.

Аллогенез — путь развития, связанный с появлением частных приспособительных признаков к определенным условиям среды обитания. Возникающие при этом адаптационные изменения (*идиоадаптации*) не изменяют общего уровня организации организмов. Так, возникновение цветка как органа размножения является ароморфозом, а количество лепестков и их окраска — примерами идиоадаптаций.

Среди путей биологической эволюции выделяют также путь, при котором происходит упрощение строения организмов и понижение уровня их организации, — об-

щую дегенерацию. Несмотря на кажущуюся парадоксальность, она тоже может приводить к биологическому прогрессу. По этому пути развивались некоторые группы ныне процветающих паразитов.

Одна из важнейших закономерностей, связывающая воедино процессы индивидуального развития организма (онтогенеза) и процессы эволюционного развития групп, была обнаружена немецким естествоиспытателем Э. Геккелем в 1866 г. Он сформулировал *биогенетический закон*, согласно которому на ранних стадиях развития организм повторяет некоторые основные черты строения своих предков. Причем более ранние стадии воспроизводят черты более древних предков. Иными словами, онтогенез есть краткое повторение филогенеза.

6.4. Развитие органического мира

Жизнь на Земле существует около 3—3,5 млрд лет. За этот грандиозный промежуток времени на планете происходили разнообразные геологические события: изменение климата, горообразовательные процессы, дрейф материков, наступление на сушу вод Мирового океана, оледенения и т. д. Параллельно с этими геологическими событиями, а в ряде случаев и под их воздействием изменялся и органический мир.

В процессе эволюции постоянно возникали новые формы организмов и вымирали прежние, оказавшиеся неспособными жить в новых условиях. Таким образом, в течение многих миллионов лет на планете накапливались остатки некогда живших существ, представленные в настоящее время рядом окаменелостей в составе осадочных пород. Такие осадочные образования, откладываясь в определенной последовательности, образовывали пласты. Причем нижележащие образования являются более древними, чем вышележащие (закон Н. Стенсена).

Анализ характера окаменелостей в таких пластах позволяет определять относительный возраст, а также последовательность их образования. На этом принци-

пе основано создание относительной геохронологической шкалы. Промежуток времени накопления слоев земной коры подразделяется на два зоны, состоящих из шести эр, каждая из которых делится на периоды. Последние, в свою очередь, объединяют отделы или эпохи и т. д.

Используя изложенный принцип, невозможно с достаточной точностью установить собственно возраст породы или окаменелости. Устанавливается лишь последовательность отложений.

В начале XX в. П. Кюри и Э. Резерфордом был предложен радиометрический метод определения абсолютного возраста пород и окаменелостей. На основании определения абсолютного и относительного возраста строится геохронологическая шкала, содержащая уже изотопные датировки каждого временного подразделения в миллионах лет (табл. 6.1).

Архейская эра. Первые остатки и признаки деятельности живых организмов датируются возрастом 3,5 млрд лет. Очевидно, это были какие-то просто организованные, первично гетеротрофные организмы, обитавшие на дне теплых морей. Живые организмы того времени могли существовать исключительно в водной среде, так как толща воды уменьшала губительное воздействие ультрафиолетового излучения из космоса, а также ряда вредных веществ, токсическое действие которых снижалось при растворении. Кроме того, значительные колебания температуры на суше были более сглажены в воде. В архее находят и первые остатки фотосинтезирующих организмов. В конце этой эры произошло разделение живых существ на про- и эукариотические формы. Предполагают, что встречающийся в археозойских отложениях графит имеет органическое происхождение и его количество соответствует количеству живой материи того времени.

Протерозойская эра. В протерозое продолжается дальнейшее развитие живого. В карелии особенно бурно развиваются прокариотические фотосинтезики и бактерии. Геологические остатки — залежи известняков и железных руд — бактериального происхождения. В рифее

Таблица 6.1

**Геохронологическая таблица
(по Маркову, 1951, с изменениями)**

Эоны	Эры (продол- жит. в млн лет)	Периоды (продолжи- тельность в млн лет)	Эпохи (отделы)	Расте- тельный мир	Живот- ный мир
Ф А Н Е Р О З О И	Кайно- зойская 56 млн лет	Антропо- ген 1	Голоцен Плейстоцен	Время цвет- ковых	Время млеко- пита- ющих
		Неоген 20	Плиоцен Миоцен		
		Палеоген 35	Олигоцен Эоцен Палеоцен		
	Мезо- зойская 110 млн лет	Мел 60	Верхнемеловая Нижнемеловая	Время голо- семен- ных	Время новых групп репти- лий
		Юра 25	Верхнеюрская Среднеюрская Нижнеюрская		
		Триас 25	Верхнетриасовая Среднетриасовая Нижнетриасовая		
	Палео- зойская 330 млн лет	Пермь 40	Верхнепермская Нижнепермская	Время выс- ших споро- вых	Время древ- них групп репти- лий
		Карбон 75	Верхнекарбоновая Среднекарбоновая Нижнекарбоновая		
		Девон 40	Верхнедевонская Среднедевонская Нижнедевонская		
		Силур 85	Готланд	Время водо- рослей	Время рыб и бесче- люст- ных
		Ордовик 40	—		
		Кембрий 50	Верхнекембрий- ская Среднекембрий- ская Нижнекембрий- ская		
			—		
	Крип- тозой ок. 2,5—3 млрд лет	Венд- ская	Не подраз- деляется	Время водо- рослей	Время беспо- звоич- ных
		Проте- розой- ская	Рифей Карелий		
		Архей- ская	Не подраз- деляется		

происходит четкое разделение трех царств эукариот на растения, грибы и животных. Особенно широко распро-
странены одноклеточные водоросли. В это же время по-
являются первые многоклеточные зеленые водоросли и
низшие грибы. Животные представлены простейшими,
а в верхнем рифее обнаруживаются первые многокле-
точные — представители типов губки и кишечнополост-
ные.

Вендская эра. В венде широкое распространение по-
лучили многоклеточные водоросли, которые вели при-
крепленный образ жизни. Наряду с нитчатыми, появля-
ются группы со сложно дифференцированным талломом.
Довольно многочисленны были и одноклеточные планк-
тонные водоросли. Возникновение прикрепленных ко дну
форм обычно связывают с тем, что в венде появляются
хорошо прогреваемые и освещенные мелководные водо-
емы. Среди животных наблюдается колоссальное разно-
образие кишечнополостных и губок. Впервые обнаружи-
ваются остатки плоских червей, немертин, круглых и
кольчатых червей, моллюсков, а также примитивных
членистоногих (трилобитов и хелицеровых типа мече-
хвостов). Большинство животных того времени вели при-
донный образ жизни, что объясняется сосредоточением
на дне растений и скоплением органических веществ,
которые служили им пищей.

Палеозойская эра В кембрийском периоде большие
пространства суши были заняты водой. Наблюдался зна-
чительный размыв суши, вулканическая деятельность
была весьма интенсивной, материка то опускались, то
поднимались, как бы медленно покачиваясь. В резуль-
тате формировались отмели и мелководные моря, кото-
рые иногда пересыхали на несколько миллионов лет, а
затем вновь заполнялись водой.

Все животные и растения обитали в море, однако
приливо-отливная зона уже была заселена микроско-
пическими водорослями, которые образовывали назем-
ные водорослевые корки. Считается, что в это время на-
чали появляться первые лишайники и наземные грибы.

Животный мир был представлен в основном донны-
ми организмами, такими как коралловые полипы, губ-

ки, плеченогие, различные иглокожие, черви, архециаты, членистоногие (большое разнообразие трилобитов, мечехвостов). От каких-то перешедших к хищничеству трилобитообразных появляются ракоскорпионы. В позднем кембрии возникают головоногие моллюски и хордовые (оболочники и бесчерепные). Возникновение последних сопряжено с появлением хищных ракоскорпионов. Спасаясь от этих хищников, животным часто приходилось зарываться в грунт. Появление хорды, придавшей телу определенную жесткость, явилось важным событием в истории развития жизни.

После кембрия эволюция характеризовалась не возникновением совершенно новых типов животных, а развитием уже имеющихся. В *ордовике* произошло самое сильное в истории земли затопление суши, в результате большая ее часть покрылась огромными болотами. В морях были распространены членистоногие, головоногие моллюски. Появляются первые бесчелюстные позвоночные, называемые панцирниками. Это были донные формы, питавшиеся органическими остатками. Их тело было покрыто щитками, защищавшими от ракоскорпионов.

В *силуре* наблюдалось значительное поднятие суши и отступление вод океана. В конце этого периода произошло сразу два знаменательных события: выход растений и беспозвоночных на сушу.

В середине *силура* большое распространение получают зеленые водоросли со сложно дифференцированным талломом. В позднем *силуре* по болотистым берегам водоемов, лагун, в приливно-отливных зонах появляются первые наземные растения, во многом еще напоминавшие водоросли, — риниофиты. Как адаптация к жизни на суше появляется эпидермис с устьицами, центральная проводящая система, механическая ткань. Формируются споры с толстой оболочкой, предохраняющие от высыхания. Для всех псилофитов было характерно дихотомическое ветвление. В дальнейшем эволюция растений шла в двух направлениях: гаметофитном (преобладает гаплоидное поколение) — моховидные и спорофитном (преобладает диплоидное поколение) — высшие споровые и семенные.

Выход беспозвоночных на сушу был обусловлен поиском новых мест обитания, отсутствием конкурентов и хищников. Первые наземные беспозвоночные были представлены многоножками и паукообразными. Эти группы появились от каких-то трилобитообразных, часто оказывавшихся на отмелях во время отливов. Панцирники, обитавшие до этого в морях, спасаясь от хищников, переходят в пресные воды. Эти животные в *девоне* дали начало примитивным челюстноротым — панцирным хрящевым рыбам. Возникновение челюстей объясняется необходимостью активного захвата пищи и переходом к активно плавающему образу жизни. В пресных же водах от каких-то панцирных челюстноротых появились настоящие акулы, а также кистеперые, двоякодышащие и лучеперые рыбы. Эволюция кистеперых и двоякодышащих происходила в пересыхающих и бедных кислородом водоемах. Во время среднедевонского затопления часть рыб из пресных вод перешла в море.

В верхнем *девоне* позвоночные выходят на сушу. Это обусловлено изменением климата и пересыханием мелководных водоемов. От кистеперых, способных дышать атмосферным воздухом и переползать из водоема в водоем, используя плавники, произошли первые земноводные — ихтиостеги и стегоцефалы. Благодаря интенсивным почвообразовательным процессам и особым климатическим условиям, в конце этого периода возникают низинные леса, образованные разнообразными древовидными хвощами, плаунами, папоротниковидными.

В *карбоне* дальнейшее распространение получили споровые растения: сигиллярии, лепидодендроны (плауновидные), каламиты (хвощевидные), ставроптерисы, различные уховниковые (папоротниковидные), семенные папоротники, кордаиты (голосеменные). Возникшие семенные растения могли поселяться в более сухих местах обитаниях, так как особенности их размножения не связаны с наличием воды. В этом периоде появляются первые примитивные насекомые — тараканы, жесткокрылые, стрекозы. Отмечается большое разнообразие амфибий. В нижнем *карбоне* возникают примитивные формы

рептилий, которые, избегая конкуренции и хищников, заселяли более сухие пространства.

В *перми* произошло крупнейшее отступление моря в истории Земли, вновь усилилась вулканическая деятельность. Образовались большие пространства суши, во внутренних районах материков климат стал резко континентальным. Произошло значительное оледенение практически всей современной Африки, Австралии, Антарктиды. Обширные болотные леса карбона исчезли. Погибли и многие амфибии, после этого они уже никогда не были многочисленной группой. Вымерли крупные морские моллюски, трилобиты, крупные рыбы, панцирники, крупные насекомые и паукообразные. Широкое распространение получили голосеменные. В животном мире интенсивно развивается класс рептилий (появляются эдафозавры, скутозавры и др.). В это же время возникают терапсиды (вероятные предки млекопитающих), объединяющие в своем строении признаки амфибий, рептилий и млекопитающих.

Мезозойская эра. В *триасе* продолжают горообразовательные процессы, начавшиеся в перми. Климат становится еще более сухим, обширные внутренние моря пересыхают. На их месте в настоящее время находят солевые и гипсовые месторождения. Речная сеть слабо развита. Из растений господствуют голосеменные, которые образуют сухие леса. Особенно выделяются саговниковые, хвойные, гинкговые и бенеттидовы. В морях большое распространение получили аммониты, кораллы, иглокожие и др. На суше развивается множество насекомых, в том числе летающих; возникает большое разнообразие рептилий: ящеротазовые и птицетазовые динозавры, черепахи, ихтиозавры, плезиозавры, крокодилы, клювоголовые, чешуйчатые и зверообразные (или терапсиды). От мелких терапсид произошли примитивные млекопитающие, близкие к однопроходным.

В *юрском* периоде климат стал теплым и влажным, довольно ровным, образовались обширные болота и озера. Большое распространение получили бенеттиды, саговниковые, гнетовые. Рептилии процветали и покорили все три стихии: воду, сушу и воздух. Среди них были

гигантские болотные бронтозавры и диплодоки, летающие ящеры и ихтиозавры. От предков птицетазовых динозавров произошли археоптериксы — предки птиц.

В раннем и среднем *мелу* возникло большое разнообразие специализированных форм рептилий: стегозавры, птеродактили и т. д. Факультативные некрофаги дали начало большой группе хищников (тиранозаврам, тарбозаврам). По берегам лагун поселялись птицы, имевшие зубы. В среднем мелу разделились две параллельные ветви развития млекопитающих: сумчатые и плацентарные. В середине же мела появляются первые цветковые растения, берущие начало, вероятно, от бенеттидоподобных предков. В конце периода вымерли все крупные рептилии, крупные моллюски, кораллы, большинство голосеменных.

Кайнозойская эра. Начало кайнозойской эры связано с великим альпийским горообразованием (все высочайшие горные системы мира возникли приблизительно в это время). В течение кайнозойской эры происходило несколько материковых оледенений, захватывавших огромные площади (особенно в северном полушарии). Кайнозойская эра состоит из трех периодов — *палеогенового*, *неогенового* и *антропогенного* (четвертичного).

В начале *палеогена* на большей части планеты сложился тропический и субтропический климат. В первой половине этого периода в Европе сформировалась тропическая так называемая полтавская флора, представленная различными пальмами (сабаль, нипа), папоротниками, фикусами, магнолиями, лаврами, коричневыми деревьями, миртами, секвойями и др. Широкое распространение имели леса и редколесья. Неслучайно большая часть животных являлись лесными обитателями. Сумчатые и плацентарные млекопитающие эволюционировали параллельно. Среди плацентарных, от насекомоядных произошли хищные и копытные (например, лесные гиракотерии — наиболее древние предки лошадей). Еще раньше возникли приматы (древние лемуры, долгопяты и обезьяны). Во второй половине *палеогена* климат становится более континентальным (появляются первые ледяные шапки в Арктике и Антарк-

тике). Полтавская флора в Европе сменяется на севере тургайской, представленной листопадными видами: дубами, буками, березами, ольхой, тополями, кленами, а также хвойными. Леса сменились саваннами и кустарниковыми зарослями. Основная часть крупных млекопитающих обитала по берегам рек и озер. Это были носороги, тапиры, бронтотерии, огромные индрикатерии (более 8 м в длину и 5 м в высоту), гигантские хищные свиньи (энтелодоны — более 3 м в длину). Из палеогена известны ископаемые останки примитивных китообразных. Разнообразен мир птиц. Очень широко были распространены крупные бегающие хищные птицы — диатримы (до 2,5 м высотой) — родственники современных гусеобразных.

В неогене лесная, луговая кустарниковая растительность сменяется степной и саванновой, образуются первые полупустыни и пустыни. Встречаются злаковые и осоковые сообщества; деревья и кустарники произрастают в виде островков из лещины, березы, ореха, можжевельника, ясеня, клена, сосны, по берегам рек и озер растут ивы, тополя, ольха. В это время особое распространение получили животные — обитатели открытых пространств (так называемая гиппарионова фауна): примитивные лошади (гиппарионы), антилопы, жирафы, быки, слоны (большое разнообразие), носороги, которые становились жертвами саблезубых кошек (махайродусов, а позже — смилодонов), гиен, медведей и примитивных волков. Широко распространены гигантские бегающие птицы, а также грифы, кондоры, врановые, гусеобразные и др. В неогене отмечается большое разнообразие приматов и появление антропоидов.

Около 1,5—2 млн лет назад начался и до сих пор продолжается антропогеновый, или четвертичный, период. Это последний период кайнозойской эры. Он разделяется на два отдела (эпохи): плейстоцен и голоцен. В плейстоцене произошло сильное похолодание, обусловленное наступлением льдов (особенно в Северном полушарии). В Евразии была распространена тундровая и таежная растительность (вплоть до Франции, Северной Испании, Италии). Для Европы выделяют три периода

оледенения: лихвинское, днепровское и валдайское. Животный мир был представлен бизонами, пещерными медведями, мамонтами, шерстистыми носорогами и т.д. (так называемая мамонтова фауна). Около 2 млн лет назад впервые появился человек умелый (Восточная Африка). В голоцене ледник отступил (его остатки представлены в настоящее время ледяными шапками в Арктике и Антарктике). Животный и растительный мир современного типа.

6.5. Возникновение человека

Филогенетическое дерево человека разумного (*Homo sapiens*) построено еще только в общих чертах. Упомянем основные предковые формы.

Раманпитеки. Жили 8—14 млн лет назад. По ряду признаков занимают промежуточное положение между современными человекообразными обезьянами и человеком. У них впервые появилось прямохождение. Ряд ученых считает *H. sapiens* потомком каких-то раманпитеков, другие же авторы, напротив, рассматривают их как тупиковую ветвь развития; по их представлениям, человек разумный и раманпитеки имели какого-то общего предка.

Австралопитеки. Переходная форма от обезьяны к человеку. Жили 2—8 млн лет назад (по другим данным — 1,5—5 млн). По строению ближе к человеку, чем к обезьянам. Прямоходячи. Использовали примитивные «орудия» (палки, камни, кости).

Какие-то формы австралопитеков, скорее всего афарский австралопитек *Australopithecus afarensis*, дали начало роду *Номо* (человек).

Человек умелый — *Homo habilis*. Ряд ученых все же полагают, что появление представителей рода *Номо* относится к более позднему времени. Существовал человек умелый 1,5—2,5 млн лет назад. Большой палец руки еще не противопоставлен другим (что характерно для человека), однако, возможно, пользовался огнем и орудиями труда.

Человек прямоходящий — *Homo erectus*. Другое на-

звание *древнейшие люди*, или *архантропы*. Веди стадный образ жизни, использовали огонь. Наиболее известны *питекантроп* и *синантроп*. Расселение началось около 2 млн лет назад, а расцвет приходится на период 600—400 тыс. лет назад.

Неандертальцы — *древние люди*. Жили 500—40(?) тыс. лет назад. Большинство авторов считают их одним из подвидов *Homo sapiens*. Неандертальцы, возможно, использовали в общении примитивную речь.

Кроманьонцы — *новые люди*. Являются потомками неандертальцев и относятся уже к подвиду человек разумный. Появление кроманьонцев датируют периодом 40—30 тыс. лет назад.

В настоящее время вид человек разумный, подвид разумный (*Homo sapiens ssp. sapiens*) разделен на 4 расы, отличающиеся одна от другой некоторыми морфологическими особенностями, имеющими приспособительный характер. Более глубоких отличий не существует. Выделяют *негроидную*, *европеоидную*, *монголоидную* и *австралоидную* расы, между которыми имеется множество переходных и промежуточных форм. Все расы имеют общее происхождение. Согласно одной из теорий, наиболее древней является негроидная раса, от предков которой, с одной стороны, берет начало европеоидная, а с другой — монголоидная и австралоидная. Согласно новейшим представлениям, основанным на изучении митохондриальной ДНК — австралоидная и монголоидная расы неоднородны. От общего предка берут начало часть австралоидов и ветвь, раздваивающаяся на часть монголоидов и ветвь, из которой развиваются большинство австралийских аборигенов, большинство монголоидов, негроидов и всех европейцев, причем последние находятся в наиболее тесном родстве между собой. Таким образом, с позиций биологии расизм является лженаучной доктриной, не имеющей никакой фактической и доказательной базы. Различия по цвету кожи, телосложению, строению глаз, волос и т.д. носят характер адаптации к разным условиям окружающей среды. Например, в странах с высоким уровнем ультрафиолетового излучения солнца, в экваториальной

и тропических зонах, люди имеют темную пигментацию кожи (защитное приспособление против губительного действия на клетки кожи УФ-лучей), а в высоких широтах — светлую (так как в связи с тем, что уровень УФ-радиации в высоких широтах не высок, наличие темного пигмента препятствовало бы синтезу витамина D). Естественное географическое распространение рас таково: европеоиды населяют всю Европу, север Африки, Ближний Восток и Западную часть Азии, а также частично Индостан, негроиды — всю приэкваториальную и южную Африку, монголоиды — центр и восток Азии, Сибирь (коренное население), часть Мадагаскара, Северную и Южную Америку (индейское население), австралоиды — Австралию и острова Океании. Между расами имеется множество переходных форм. Кроме того, в странах совместного проживания появилось множество метисов, так что иногда с полной уверенностью выделить представителей той или иной расы бывает очень трудно (это относится например к Индии, странам Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америке, Австралии, России и др.).

Несмотря на значительные успехи теории эволюции в попытках описать происходившие на протяжении миллионов лет изменения в органическом мире, перед ней стоит гораздо большее число нерешенных вопросов, нежели тех, на которые уже получен ответ.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

борьба за существование, прогрессия размножения, естественный отбор, искусственный отбор, адаптация, мутация, популяционные волны, рекомбинация, изоляция, движущий отбор, стабилизирующий отбор, дизруптивный отбор, алопатрическое видообразование, симпатрическое видообразование, микроэволюция, макроэволюция, вид, критерий вида, популяция, аллогенез, ароморфоз, ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация, геохронология, эра, период, вымирание вида, антропогенез, раса.

Дайте ответы на вопросы:

1. Что такое «эволюция»?
2. Расскажите о развитии эволюционных идей в додарви-

новский период. Теория эволюции Ж.-Б. Ламарка — ее отличия от теории Ч. Дарвина.

3. Назовите основные предпосылки возникновения учения Ч. Дарвина.
4. Назовите основные положения теории Ч. Дарвина. Почему эта теория произвела переворот в биологии и естествознании вообще?
5. Назовите основные движущие силы эволюции по Дарвину.
6. Какие эволюционные концепции помимо Дарвиновой вам известны? В чем суть современной синтетической теории эволюции (СТЭ)?
7. В чем отличия микро- и макроэволюции?
8. Назовите основные факторы микроэволюции. Каковы их смысл и значение?
9. Что является результатом микроэволюции? Какие способы видообразования вам известны? Приведите примеры.
10. Макроэволюция. Какие пути эволюционного процесса (по А.Н. Северцову) вам известны?
11. Как можно доказать реальность макроэволюции, какие группы доказательств вам известны?
12. Каково эволюционное значение биогенетического закона Э. Геккеля? Приведите примеры.
13. Что такое геохронология? Каковы последовательность и возраст основных эр и периодов в истории Земли?
14. Охарактеризуйте основные ароморфозы и этапы развития живого в архейской, протерозойской, палеозойской, мезозойской и кайнозойской эрах.
15. Назовите основные группы древнейших и древних людей. Расскажите об основных этапах антропогенеза, появлении современного человека и его расах. Почему расизм и социальный дарвинизм являются антинаучными теориями?

Раздел 2

Многообразие живых организмов

Глава 7. Вирусы, бактерии, грибы, растения

В мире существует более 5 млн разновидностей живых существ. Для того чтобы отличать их друг от друга, люди используют названия. Название — это шифр, дающий возможность ссылаться на ту или иную группу организмов и избегать громоздких описательных фраз. Таким образом, название является прежде всего средством общения между людьми и не более того. В различных языках названия одного и того же организма звучат по-разному: например, собака по-немецки называется Hund, по-английски dog, по-латыни — canis и т. д. С целью их унифицировать было предложено всем живым существам давать латинские наименования. Для обозначения названий видов в науке долгое время существовала полиномиальная система. Например, ячмень заячий (Hordeum leporinum), назывался Gramen tremens uti Lepus, т. е. «ячмень дрожащий как заяц», или другой пример, Arbor tinctura ad mappas inde colore tistinguendas, т. е. «дерево, настойкой из которого на картах разграничивают цвета». Конечно, такие названия очень неудобны. В 1753 г. в работе «Виды растений» великий шведский натуралист Карл Линней предложил бинарную (или

биномиальную) систему наименований, в которой название вида складывается из двух слов. Первое — всегда имя существительное в единственном числе и пишется с заглавной буквы — название рода, а второе — имя прилагательное или существительное в именительном падеже единственного числа — видовой эпитет. Например, название дуб черешчатый (*Quercus robur*) складывается из двух слов: название рода (имя существительное) — дуб (*Quercus*) и видового эпитета (имя прилагательное) — черешчатый (*robur*).

Для того, чтобы упорядочить систему наименований, существуют своды принципов и правил наименования — международные кодексы зоологической и ботанической номенклатуры.

Вид — это элементарная единица в систематике. Несколько видов могут относиться к одному роду. Если это так, то такие виды являются близкородственными. Например, полыни — полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*), полынь горькая (*Artemisia absinthium*), полынь венечная (*Artemisia scoparia*) и т. д., относятся к одному роду — полынь (*Artemisia*).

Помимо видов и родов существуют и другие категории таксономической иерархии — таксоны более высоких рангов. Вообще говоря, любой таксон — это искусственно выделенная человеком (на основании сравнения каких-либо свойств и признаков) группа организмов. Самой высшей категорией таксономической иерархии групп является царство. Среди эукариотических организмов различают царства:

- ◆ грибов;
- ◆ слизевиков (миксомицетов);
- ◆ растений;
- ◆ животных.

Царства подразделяются на отделы (типы в систематике животных), состоящие из классов. Последние делятся на порядки (отряды в систематике животных), затем следуют семейства, роды и, наконец, виды.

Помимо перечисленных основных таксономических категорий существуют и промежуточные: подцарства, подотделы, подклассы под- и надпорядки (отряды) и т. д.

Так, например, в систематическом отношении человек относится к царству животных (*Animalia*), типу хордовых (*Chordata*), подтипу позвоночных (*Vertebrata*), надклассу наземных четвероногих (*Tetrapoda*), классу млекопитающих или зверей (*Mammalia*, seu *Theria*), подклассу плацентарных (*Eutheria*), отряду приматов (*Primates*), подотряду узконосых обезьян (*Catarrhini*), семейству людей (*Hominidae*), роду человек (*Homo*) и виду человек разумный (*Homo sapiens*).

Ниже будут рассмотрены биологические особенности следующих основных групп живых организмов: вирусов, прокариот, а также эукариот (царства грибы, растения).

7.1. Вирусы

Вирусы, в силу особенности их организации и жизнедеятельности (если такое понятие вообще применимо), не относят ни к одному из царств живых организмов, а выделяют в самостоятельную группу, называя их *неклеточными формами жизни*. Для такого названия есть много причин.

От неживой материи вирусы отделяет наличие 2 свойств:

1. способности воспроизводить себе подобные формы (репродуцироваться);
2. наследственности и изменчивости.

В то же время вирусы обладают рядом особенностей, отличающих их от остальных живых организмов.

- ◆ Они не имеют клеточного строения — нет липидной бислойной мембраны, отделяющей содержимое организма от среды.
- ◆ По сути, вирусы являются облигатными паразитами, функционирующими на генетическом уровне. При этом вне клетки хозяина они находятся в «неживом» состоянии, «ожидая» момента внедрения в клетку.
- ◆ К этим организмам неприменимо понятие обмена веществ — метаболизма.
- ◆ Вирусы не увеличиваются в размерах (не растут).

♦ Вирусы не способны ни к делению, ни к половому размножению.

♦ Стратегия жизни — безудержное размножение.

Находясь в клетке-хозяине, вирус представляет собой молекулу нуклеиновой кислоты. В свободном же состоянии находится в форме *вириона*.

Вирион (свободная форма) состоит из молекулы нуклеиновой кислоты и окружающей ее оболочки (капсида), которая образована из большого числа белковых молекул (рис. 7.1). У ряда вирусов (например, герпеса) есть еще одна наружная оболочка (суперкапсид). У некоторых форм кроме этих компонентов вирион содержит молекулы некоторых ферментов, например, в вирусе иммунодефицита человека (ВИЧ) присутствует ревертаза.

СХЕМА СТРОЕНИЯ БАКТЕРИОФАГА

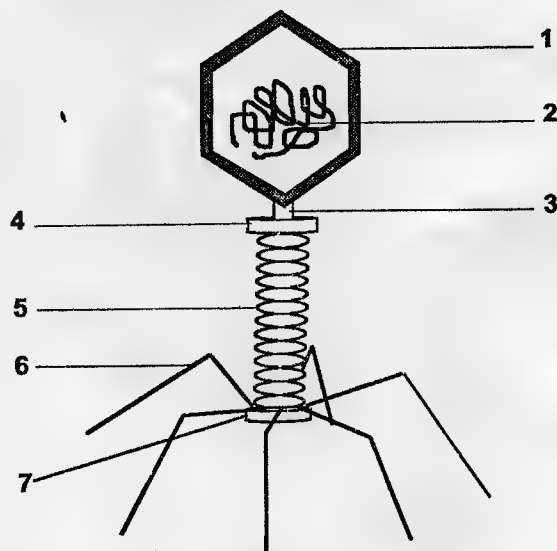


Рис. 7.1.

1 — капсид, 2 — ДНК, 3 — стержень, 4 — воротничок, 5 — сократительный чехол, 6 — хвостовая нить, 7 — базальная пластинка

По строению генома эти организмы сильно отличаются от клеточных. У последних носителем генетической информации является только ДНК, РНК же выполняет функцию посредника в ее реализации.

У вирусов носителем информации могут быть как молекулы ДНК, так и РНК. У РНК-содержащих информация реализуется одним из двух путей. У некоторых РНК генома является матрицей для синтеза мРНК, с которой осуществляется трансляция. Одновременно по мРНК синтезируются молекулы геномной РНК, которые, одеваясь белковой оболочкой, образуют новые вирионы. У других (ретровирусы, в том числе раковые вирусы и ВИЧ), по геномной РНК ферментом ревертазой синтезируется ДНК, которая встраивается в геном клеток-хозяев. Таким образом, у вирусов может осуществляться «необычный» перенос информации:

ДНК $\rightleftharpoons$ РНК $\rightarrow$ белок.

По структуре генов вирусы близки к эукариотам: гены имеют у них интрон-экзонное строение.

Репродукцию можно рассматривать как процесс размножения и, условно, как единственный метаболический процесс вирусов.

Вирус внедряется в клетку-хозяина и подавляет ее процессы транскрипции и трансляции. В результате начинает осуществляться экспрессия вирусного генома. Ферментные системы клетки осуществляют репликацию вирусных нуклеиновых кислот и биосинтез белков вирусных оболочек. Затем происходит сборка синтезированных компонентов с образованием вирусных частиц вирионов. После этого клеточные оболочки разрушаются и новообразованные вирусы покидают клетку, которая при этом погибает. До момента гибели в клетке успевает синтезироваться огромное число вирусных частиц.

Существуют однако и такие вирусы, которые могут «мирно жить» в клетке-хозяине, лишь частично подавляя происходящие в ней процессы биосинтеза. При этом

клетка в процессе жизнедеятельности «заодно» производит вирусные частицы, которые выходят наружу, не нарушая ее целостности.

Вирусы способны поражать большинство существующих живых организмов (не описаны вирусы водорослей и мхов). Выделено несколько вирусов грибов, папоротников и голосеменных. Известно много вирусов цветковых растений, среди которых вирус табачной мозаики (ВТМ) — первый открытый вирус. Вирусные болезни широко распространены среди животных. Такие заболевания, как оспа, ветрянка, лихорадка, грипп, корь, свинка имеют вирусную природу. Вирусы бактерий (бактериофаги) — важный объект научных исследований в области молекулярной биологии.

7.2. Бактерии

Бактерии представляют собой прокариотические организмы, обладающие рядом специфических признаков (отсутствие отделенного мембраной ядра и мембранных органелл, рядом биохимических особенностей, особенностей организации генома и проч.), характерных только для данной группы организмов.

Бактерии вездесущи. В почве они проникают на глубину 2—3 км, в атмосфере встречаются на высоте до 12 км, а гидросфера вообще не имеет границ обитания этих организмов. Бактерии способны поселяться практически на любом субстрате, используя как органические, так и неорганические соединения. Они чрезвычайно устойчивы в отношении к экстремальным условиям среды: их обнаруживали даже на стенках ядерных реакторов. Главной причиной столь высокой приспособляемости микроорганизмов является их способность безудержно размножаться. Быстрота размножения (некоторые бактерии способны делиться через 20 минут после предыдущего деления) приводит к тому, что при резкой смене условий существования они не вымирают, так как очень скоро среди них появляются мутантные формы, вполне приспособленные к новым условиям среды.

Все бактерии исключительно одноклеточные орга-

низмы. Некоторые способны образовывать колонии, но клетки в них существуют независимо друг от друга.

По форме клеток различают:

- ◆ кокки (шаровидные);
- ◆ бактерии (вытянутые палочковидные);
- ◆ извитые формы.

Многие бактерии имеют жгутики — органы передвижения. Жгутиков может быть много или один. При этом они могут как равномерно распределяться по всей поверхности, так и локализоваться в определенных участках бактериальной клетки. Помимо жгутиков клетка бактерии может быть покрыта нитевидными образованиями — пиями (или фимбриями). Например, так называемые F-пили участвуют в осуществлении конъюгации (полового процесса бактерий).

Снаружи бактериальную клетку одевают слизистые слои и капсула белковой или полисахаридной природы. Они выполняют защитную и «агрессивную» (здесь находятся молекулы токсинов) функции.

Под капсулой у подавляющего большинства бактерий находится клеточная стенка, выполняющая функции скелета и механической защиты. Если клеточная стенка растений построена из целлюлозы, а грибов — из хитина, то у бактерий она состоит из полисахарида — муреина.

Окрашивание бактериальных клеток определенным образом (так называемая окраска по Граму) позволяет разделить их на две большие группы:

- грам-положительные — G^+ (окрашиваются);
- грам-отрицательные — G^- (не окрашиваются).

Клеточные стенки обеих групп резко различаются по структуре и химическому составу. У G^+ форм стенка однослойная и состоит в основном из муреина, у G^- форм она двухслойная, муреина мало, зато очень много липидов: протеолипидов и липополисахаридов. Известны также и формы, не имеющие клеточной стенки — микоплазмы.

Цитоплазматическая мембрана имеет типичное строение.

Цитоплазма. Из органелл имеются только рибосомы, меньшие по размерам, чем у эукариот. У синезе-

ленных (цианобактерии) есть мембранные образования, выполняющие функцию фотосинтеза, однако в настоящие хлоропласты они не организованы. Ядра и хромосом нет. В клетке обычно присутствует одна кольцевая молекула ДНК, прикрепленная к цитоплазматической мембране — *нуклеоид*. Кроме нуклеоида часто присутствуют *плазмиды* — малые кольцевые ДНК, свободно располагающиеся в цитоплазме.

Главное отличие в организации геномов про- и эукариот является объединение генов прокариот в оперонную структуру. Кроме того, вся нуклеотидная последовательность гена прокариот участвует в биосинтезе белка, в то время как для эукариот характерна интрон-экзонная структура (чередование некодирующих и кодирующих участков).

Генетический код, процессы транскрипции и трансляции одинаковы как для про-, так и для эукариот. Различаются главным образом ферментативные системы, обслуживающие эти процессы. Еще одна деталь — если у эукариот первой аминокислотой при синтезе белка всегда является метионин, то у прокариот его роль выполняет формилметионин (производное метионина).

Интересен процесс передачи генетической информации дочерним клеткам. Кольцевая ДНК реплицируется, оставаясь прикрепленной к мембране. По мере роста клетки мембрана растягивает молекулы ДНК в разные стороны. Потом происходит деление и каждая дочерняя клетка получает по одной прикрепленной к мембране ДНК.

Бактерии обладают особыми механизмами генетической рекомбинации. Изучение этих механизмов привело к развитию генетики бактерий. Поскольку хромосом у бактерий нет, в генетике бактерий нельзя оперировать законами классической генетики, выведенными для высших эукариот.

Эукариотические организмы обладают способностью только к вертикальной передаче генетической информации — от родителей к потомкам. У бактерий же существует еще и горизонтальный путь — передача ДНК между перодителскими клетками. Выделяют 3 способа такой передачи:

- ◆ конъюгация;
- ◆ трансдукция;
- ◆ трансформация.

Конъюгация. Это прямая передача участка ДНК от одной клетки другой через анастомозы, которые образуются F-пилями. Фрагмент ДНК передается в одном направлении (от донора к реципиенту), обратной передачи нет. Конъюгацию выделяют в особый тип полового процесса, характерный для одноклеточных.

Трансдукция. Это перенос фрагмента ДНК от одной бактерии к другой при помощи посредника — вируса (бактериофага). В одной из клеток в геном вируса встраивается фрагмент генетического материала бактерии, после этого вирусные частицы проникают в другую клетку и встраивают в ее геном уже не только свою нуклеиновую кислоту, но и приобретенный фрагмент ДНК.

Трансформация. Передача генетической информации этим способом осуществляется без непосредственного контакта клеток. Участок ДНК одной бактерии выделяется в среду (это может происходить после гибели клетки), откуда он поглощается другой, которая встраивает его в свой геном.

В передаче информации могут принимать участие фрагменты нуклеоида и плазмиды.

Собственно размножение бактерий происходит делением при помощи перетяжек или перегородок, почкованием и конъюгацией. Последнюю можно рассматривать и как способ размножения, и как просто механизм генетической рекомбинации.

Растения получают энергию для осуществления процессов жизнедеятельности в результате фотосинтеза. Свои органические молекулы они строят из атмосферного углекислого газа и воды. Животные получают энергию при окислении органических молекул. Свои органические молекулы строят (точнее — перестраивают) из органических молекул, получаемых от других животных (хищники), растений (травоядные) или отмерших живых организмов (сапрофиты или редуценты). Бактерии способны получать энергию, используя, кроме того, энергию химических связей неорганических соединений.

Метаболизм бактерий очень разнообразен, что, собственно, и позволяет им существовать в самых различных условиях среды.

По способу питания бактерии делят на автотрофные (способны фиксировать атмосферный CO_2 как растения) и гетеротрофные (потребляют готовую органику как животные).

Основная масса бактерий не способна к фотосинтезу, однако две группы являются фотосинтетиками. Цианобактерии (синезеленые) осуществляют фотосинтез так же, как и растения с выделением O_2 . Отличия между ними состоят в организации фотосинтетического аппарата. Вторая группа (зеленые и пурпурные бактерии) осуществляют бескислородный фотосинтез: источником электронов у них являются главным образом соединения серы; соответственно O_2 не выделяется.

Все живые организмы запасают энергию в виде АТФ. В природе существуют 3 метаболических пути, которые сопровождаются синтезом АТФ:

- ♦ брожение;
- ♦ фотосинтез;
- ♦ дыхание.

Брожение осуществляется некоторыми грибами и бактериями. Фотосинтезируют растения и некоторые бактерии. Клеточное дыхание осуществляют все живые организмы, кроме использующих брожение. При дыхании в основном, а при фотосинтезе исключительно, АТФ синтезируется в результате функционирования электронтранспортной цепи (ЭТЦ) и активности АТФ-синтаз. Дыхание и фотосинтез различаются источником (*донором*) электронов: при дыхании это органические молекулы, при фотосинтезе — молекулы воды. Некоторые бактерии используют третью группу доноров — неорганические молекулы (этот способ рассматривают как разновидность дыхания).

По отношению к кислороду выделяют 3 группы живых организмов:

- ♦ *аэробы*, обязательно нуждающиеся в O_2 (растения, животные и часть бактерий и грибов);
- ♦ *анаэробы*, гибнущие в присутствии O_2 (часть бактерий);

- ♦ промежуточные *факультативные* формы, способные жить в обеих средах (часть бактерий и грибов).

Аэробы «сбрасывают» поступающие из ЭТЦ электроны на O_2 (он является *акцептором электронов*). У анаэробов акцепторами являются промежуточные продукты катаболизма. Факультативы используют оба типа акцепторов в зависимости от условий существования.

Бактерии в зависимости от способа получения АТФ разделяют на:

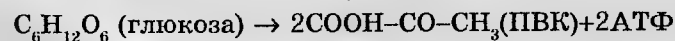
- ♦ фототрофы;
- ♦ хемотрофы.

Фототрофы используют фотосинтез, *хемотрофы* — дыхание.

В зависимости от того, какое вещество является донором электронов, выделяют *литотрофов* (электроны образуются при окислении неорганических соединений) и *органотрофов* (окисляют органику).

Брожение осуществляют некоторые бактерии и одноклеточные грибы в анаэробных условиях.

Оно состоит из 2 этапов. Первый этап представляет собой гликолиз, в ходе которого органическая молекула расщепляется до пировиноградной кислоты (ПВК, пируват), например:



(подробнее см. раздел 2.4).

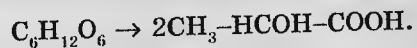
На втором этапе ПВК либо восстанавливается, либо окисляется. По образующимся при этом продуктам выделяют несколько типов брожения.

Спиртовое брожение. В результате этого процесса образуются этиловый спирт и CO_2 :



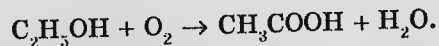
Осуществляют процесс бактерии рода криптококкус (а также дрожжи, но это уже грибы). На спиртовом брожении основаны виноделие и винокурение.

Молочнокислое брожение приводит к образованию молочной кислоты, а иногда и ряда других продуктов:



Процесс осуществляется некоторыми стрептококками, лактобактериями и др. На нем основано производство квашеной капусты, кислого молока, сыра и других молочных продуктов.

Уксусное брожение. В результате образуется уксусная кислота:



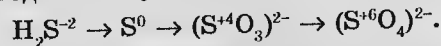
Строго говоря, процесс является не брожением, а вариантом дыхания, поскольку используется O_2 но условно он отнесен к брожению. Осуществляется уксуснокислыми бактериями.

Маслянокислое брожение. В результате этого типа брожения образуются масляная кислота, ацетон и ряд спиртов и кислот. Брожение вызывается клостридиями.

Кроме описанных, существует еще несколько типов брожения, например, муравьинокислое, пропионовокислое.

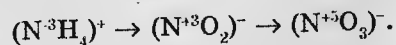
Большая часть бактерий синтезирует АТФ при аэробном окислении органических молекул (хемоорганотрофы). Небольшая часть бактерий способна синтезировать АТФ при окислении неорганики (хемолитотрофы). Разные группы окисляют разные соединения. Все они являются аэробами.

Серуоокисляющие бактерии. Окисляют соединения серы, переводя их в сульфаты:



Некоторые виды бактерий могут включаться в процесс на разных стадиях, окисляя серу до различных степеней окисления. Наиболее известны *Thiobacillus*, *Thiooxidans* и *Beggiatoa mirabilis*.

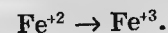
Нитрифицирующие бактерии. Окисляют соли аммония до нитратов:



Реакция протекает в два этапа: окисление аммония в нитрит и нитрита в нитрат. Разные группы способны осуществлять только ту или иную стадию. Примером для

первой реакции является *Nitrosococcus oceanus*, для второй — *Nitrococcus mobilis*.

Железные бактерии. Окисляют $Fe(II)$ в $Fe(III)$:



Возможно, что кроме железа эти бактерии способны окислять марганец. Наиболее известен *Thiobacillus ferrooxidans*.

Кроме описанных, есть водородные бактерии, окисляющие H_2 до H_2O , и карбоксидобактерии, окисляющие CO в CO_2 (виды рода *Pseudomonas*).

В природе существуют также и восстанавливающие бактерии. Однако энергии при восстановлении соединений серы или азота они не получают. Все они анаэробы и АТФ синтезируют при брожении. Нитраты и сульфаты они используют в качестве акцепторов электронов, образующихся во время гликолиза. В этом случае говорят об *анаэробном дыхании*.

Восстановление нитрата до NO_2 или N_2 , осуществляет денитрификатор *Thiobacillus denitrificans*; сульфат до H_2S восстанавливают сульфатредукторы рода *Desulfococcus*; а карбонат до метана — метанообразующие бактерии, например *Methanococcus mazei*.

Стоит остановиться на способности некоторых бактерий окислять молекулярный азот N_2 до NH_3 .

Молекулярный азот — одно из самых инертных соединений, он составляет 79% атмосферы Земли. Только бактерии способны его фиксировать (делать доступным для использования).

Азотфиксация — сложный биохимический процесс, требующий большой затраты АТФ и восстановительных факторов. Он осуществляется ферментом (или мультиферментным комплексом) нитрогеназой, которая работает только в анаэробных условиях. Определен ген азотфиксации — так называемый *nif*-ген.

Среди азотфиксаторов есть как свободноживущие (*Clostridium*, *Azotobacter*, *Klebsiella* и др.), так и симбиотические формы (*Rhizobium*). Азотфиксаторами являются цианобактерии.

Многие бактерии являются возбудителями инфек-

ционных заболеваний человека и животных. Бактериальную природу имеют такие болезни, как тиф, чума, холера, проказа (лепра), туберкулез, сифилис и многие другие. Роль бактерий в развитии тех или иных инфекций была выяснена благодаря работам Л. Пастера и Р. Коха в XIX в. Этими учеными, а также Г. Риверсом разработан метод доказательства инфекционности некоторых заболеваний.

Блезнетворные микроорганизмы изучались многими учеными-микробиологами и врачами. Возбудитель столбняка был открыт А. Николауером в 1884 г., кишечную палочку выделил из каловых масс Т. Эшерих в 1885 г., бацилла сибирской язвы обнаружена в крови погибших животных К. Давеном и П. Райе в 1850 г., холерный вибрион был выделен и описан Р. Кохом и Ф. Готтлихом. Во время эпидемии чумы в Гонконге в 1894 г. А. Иерсеном и Ш. Китагато был выделен ее возбудитель — *Pasteurella pestis* (назван в честь Л. Пастера). Названия многих возбудителей даны в честь известных микробиологов, например, палочка Коха — возбудитель туберкулеза, палочка Ганзена — возбудитель лепры.

Патогенные микроорганизмы различаются по своим экологическим потребностям. Некоторые из них совершенно не встречаются во внешней среде (например, возбудитель сифилиса), другие долгое время могут находиться в почве или воде и лишь при заражении вызывают развитие болезни (например, возбудители столбняка, сибирской язвы, холеры). Инфицирование может осуществляться при непосредственном контакте с больным, воздушно-капельным путем с частицами слюны и мокроты, через воду, продукты питания, с частицами почвы, если последние попадают в раны (газовая гангрена) и т.д. По этой причине необходимо соблюдать элементарные нормы гигиены. Некоторые бактериальные и вирусные инфекции передаются посредством животных-переносчиков, которые получают инфекционное начало от организма-носителя. Например, естественным резервуаром бубонной чумы и сыпного тифа являются попу-

ляции серых крыс, а крысиные блохи переносят эти болезни на человека. Мухи являются переносчиками кишечных инфекций, таких как дизентерия, холера.

Благодаря тому, что микроорганизмы достаточно быстро размножаются, в благоприятных условиях частота заболеваний увеличивается в геометрической прогрессии. В этом случае *эпидемия* охватывает довольно значительную территорию. Известны эпидемии чумы и холеры в Древнем Египте, Греции, Риме, унесшие миллионы человеческих жизней. В XIV в. от чумы погибло практически все население Лондона. Если эпидемическое заболевание охватывает целые континенты, а количество заболевших исчисляется десятками и сотнями миллионов, в этом случае можно говорить о *пандемии*. Пандемический характер распространения имеет в настоящее время, например, туберкулез, а из вирусных инфекций — грипп, синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД). Заражение организма происходит в том случае, когда в него попадает сразу большое количество болезнетворных агентов. Однако далеко не всегда попавшие бактерии и вирусы вызывают развитие заболевания. Это связано прежде всего с состоянием организма. Если он ослаблен, переохлажден, то микробы легко приводят к патологическим нарушениям. Вот почему все крупнейшие вспышки эпидемий обычно сопровождают войны, катастрофы, голод, холодное время года (зима, осень) и т.д. При заражении разворачивается настоящая борьба между болезнетворными агентами и пораженным организмом. Способность противостоять проникшим бактериям и вирусам называется *иммунитетом* (более подробно см. гл. 9.2.4.).

В лечебных и профилактических целях медицинские службы проводят *иммунизацию* населения. В конце XVIII в. английский сельский врач Дженнер впервые привил ребенку коровью оспу (которая передается человеком в легкой форме) и обезопасил его от заражения человеческой оспой. Таким образом, Дженнером был разработан прием *вакцинации* (от лат. *vaccina* — корова), т.е. введения ослабленной или убитой культуры возбу-

дителя. В некоторых случаях вводят не саму культуру клеток, а *токсины* (яды — продукты жизнедеятельности бактерий), *антитоксины* (противоядия — готовые антитела) или *анатоксины* (обезвреженные, химически измененные токсины). В ответ на введение токсинов и анатоксинов в организме на протяжении длительного времени (или всей жизни) вырабатываются собственные специфические антитела. Кроме этого, в сыворотке крови присутствуют и неспецифические бактерицидные вещества (лизины, лизоцим, алексин и др.). В некоторых случаях неоправданное повторное введение сыворотки может привести к *анафилаксии* (от греч. ана — против, phylax — защита) — повышенной чувствительности, сопровождающейся анафилактическим шоком.

Для лечения инфекционных заболеваний применяют *антибиотики* — вещества, губительно влияющие на микроорганизмы. Первые сведения о таких веществах были получены Г.А. Надсоном в 1922 г. Первый антибиотик — пенициллин был выделен из культуры плесневого гриба пеницилла в 1940 г. американскими исследователями К. Флори и Э. Чейном, а в годы второй мировой войны было налажено его промышленное производство. В настоящее время насчитывается огромное количество различных антибиотиков как естественного, так и искусственного (синтетического) происхождения. Помимо грибов в тканях растений образуются бактерицидные вещества, называемые *фитонцидами*. Это в основном эфирные масла (в горчице, луке, чесноке, цитрусовых), алкалоиды, аминокислоты.

При развитии эпидемической ситуации в том или ином районе объявляется *карантин*. Проводят мероприятия по иммунизации населения и обеззараживанию местности, имущества и жилья заболевших.

Для недопущения распространения инфекций в больницах и поликлиниках хирургические инструменты и другое медицинское оборудование стерилизуют путем кипячения, прокалывания, обрабатывают спиртом, формалином, фурацилином. Помещения часто проветривают и облучают кварцевыми лампами.

Систематика бактерий крайне осложнена из-за высокой мутабельности и легкости обмена генетической информацией. На сегодняшний день наиболее признана систематика Берджи (Bergey), согласно которой бактерии разделены на 5 отделов (Bergey 1984—1986) с 1—2—3 классами в каждом отделе. Напомним, что синезеленые водоросли (цианобактерии) являются бактериями, хотя иногда их рассматривают и в ботанической литературе.

7.3. Грибы

7.3.1. Общая характеристика царства

Грибы — царство эукариотических гетеротрофных сапрофитных или паразитических организмов. Грибы играют важную роль в биосфере, так как являются основными редуцентами органических веществ, главным образом остатков растительного происхождения (тогда как бактерии разрушают остатки животных). Эти организмы населяют самые различные места обитания как на суше, так и в водной среде, но основная масса грибов обитает в верхних горизонтах почвы и в листовой подстилке. Некоторые грибы встречаются на очень необычных субстратах, например на пыльце сосны, попавшей в воду (*Rhizophidium pollinis*), в соке плодов и нектаре цветов, на роговых остатках (ногти, рога, волосы, перья), на мертвых насекомых, икре рыб и т.д. Грибы являются разрушителями дерева, бумаги, а также ускоряют темпы коррозии металлических конструкций. Некоторые «хищные» грибы «питаются» нематодами и имеют специальные ловчие кольца — видоизмененные гифы (*Arthrobotrys dactyloides*). Паразитические грибы — очень многочисленная и разнообразная группа. Различают факультативных и истинных (облигатных) паразитов. Среди грибов особенно развит *гиперпаразитизм*. Хозяевами паразитических грибов являются водоросли, высшие растения, другие грибы, различные животные и человек (грибы — возбудители таких заболеваний, как лишай, трихофитоз кожи ног, аспергиллез легких, мозга).

Некоторые грибы (в основном сумчатые) вступают в симбиотические отношения с водорослями, в результате чего образуются лишайники (лихенизированные грибы). Велика роль грибов как микоризообразователей практически со всеми группами высших растений (микориза не обнаружена у крестоцветных, а также у папайи, эвкалиптов и др.). Развитие зародыша в семенах орхидных вообще невозможно без грибного инфицирования.

Для грибов характерны следующие особенности:

- 1) основной тип питания — гетеротрофный: сапротрофный или паразитический; отсутствуют хлорофилл и пластиды, пигментов очень мало (различают экзопигменты, окрашивающие субстрат, и эндопигменты, например придающие окраску шляпкам грибов; некоторые грибы обладают люминесценцией);
- 2) клеточная стенка содержит хитин, но с меньшим содержанием азота по сравнению с покровами членистоногих, а также гликоген и пигменты (меланин); у оомицетов в состав клеточной стенки входит не хитин, а целлюлоза;
- 3) основными запасными веществами являются гликоген, волютин, масла, но никогда крахмал;
- 4) ядро может быть одно или несколько, на некоторых стадиях развития — два (дикарион сумчатых грибов);
- 5) у грибов специфический метаболизм, характерно образование вторичных метаболитов, например: пенициллина, циклоспорина, гиббереллина;
- 6) тело грибов имеет мицелиальную организацию и состоит из нитевидных образований — гиф; мицелий может быть неклеточным (цинотическим) и септированным (клеточным); некоторые низшие грибы не имеют мицелия и представляют собой комки голой протоплазмы (например, возбудитель «черной ножки» капусты);
- 7) для многих грибов характерны плодовые тела, образованные ложной тканью — плектенхимой; они могут быть замкнутыми, полузамкнутыми, открытыми, шляпковидными (у базидиальных грибов),

коралловидными, цветковидными (у некоторых гастеромицетов) и т.д.; у грибов имеются склероции — переплетения гиф, в которых накапливаются запасные питательные вещества;

- 8) митотическое и мейотическое деление грибов осуществляется особым образом: ядерная оболочка не разрушается и не восстанавливается, а веретено деления образуется под ядерной оболочкой, после разделения хромосом ядро разделяется перетяжкой;
- 9) для грибов характерен гетерокариоз, т.е. в цитоплазме располагаются два гаплоидных, генетически различных ядра, которые могут сливаться, при этом образуется диплоидное, иногда гетерозиготное ядро (парасексуальность).

7.3.2. Морфология грибов

Как уже отмечалось выше, грибы являются эукариотическими организмами. По внешнему виду клетки грибов сходны с растительными и часто имеют многогранную, кубическую или округлую форму. Они покрыты клеточной стенкой, состоящей из хитиновых волокон, погруженных в полисахаридный матрикс. Клеточная стенка отсутствует у зооспор низших грибов. У представителей отдела оомицетов клеточная стенка образована целлюлозой (как и у растений). Ко внутренней поверхности клеточной стенки прилегает плазмолемма, которая в некоторых местах втягивается внутрь клетки, таким образом возникают обширные пространства — *ломосомы*. Внутреннее пространство клетки заполнено цитоплазмой, в которой «взвешены» органоиды: ядро, митохондрии, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, рибосомы. Пластид у грибов нет. Имеются вакуоли. Запасные питательные вещества (гликоген, масла), а также пигменты накапливаются в виде зерен. Зооспоры грибов подвижны, так как имеют жгутики — гладкие или перистые. При этом одна клетка может нести сразу гладкий и перистый жгутики.

Вегетативное тело гриба представлено *мицелием*

(грибницей). Грибные клетки соединяются друг с другом и образуют нити (*гифы*), которые могут ветвиться. Совокупность таких ветвящихся нитей (гиф) и составляет грибницу. При этом различают септированный мицелий (клетки в гифах разделены перегородками) и ценотический мицелий (когда клеточные перегородки отсутствуют). В центральной части септ имеются отверстия (поры), поэтому цитоплазма вместе с органоидами (включая ядра) может свободно перетекать из одной клетки в другую. У слизевиков (которых в настоящее время выделяют в особое царство) клеточные стенки и перегородки полностью отсутствуют, а протопласты множества клеток сливаются вместе, образуя слизистую массу — тело слизевика. У дрожжей и некоторых других одноклеточных грибов мицелия нет. Нарастание гиф осуществляется за счет деления вершущечных (концевых) клеток. Иногда мицелий одного гриба занимает большую площадь, при этом центральная его часть погибает, а по периферии образуется множество плодовых тел. Из-за выделения продуктов метаболизма в почву и ее обеднения минеральными веществами, в центральной части практически отсутствуют другие грибы и растения. Так возникает «ведьмино кольцо».

Для многих «высших» грибов характерны *плодовые тела* (рис. 7.2.) — надземные (реже подземные) спороносные образования, состоящие из переплетенных гиф — ложной ткани *плектенхимы*. При этом, в некоторых случаях плектенхима неоднородна и поверхностные слои структурно могут отличаться от внутренних. У основания плодовых тел различимы тяжи гиф, основная функция которых — проведение воды и питательных веществ. Предназначение плодовых тел — обеспечение распространения спор, а также защита спороносных структур. Различают: замкнутые, полузамкнутые, открытые плодовые тела, а также плодовые тела с выраженной спороносной поверхностью — *гименофором*. У шляпочных грибов плодовое тело состоит из *шляпки* и *ножки*. При этом снизу шляпки находится спороносная поверхность: *трубчатый* (у белого гриба, подберезовика) или *пластинчатый* (у сыроежки, опенка) *гименофор*. У некото-

СХЕМА ВНЕШНЕГО СТРОЕНИЯ ШЛЯПОЧНОГО ГРИБА

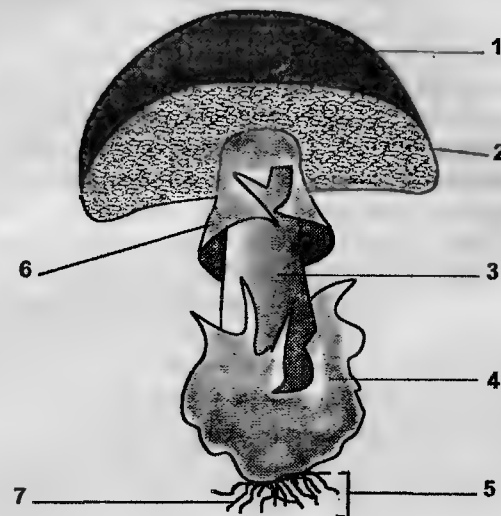


Рис. 7.2.

1 — шляпка, 2 — гименофор, 3 — ножка, 4 — вольва, 5 — мицелий, 6 — манжетка, 7 — гифа

рых грибов (например, у мухоморов) у основания ножки есть так называемое *влагалище (вольва)* — остаток общего покрывала (на начальных стадиях развития все плодовое тело окутано этим покрывалом) и *манжетка* — остаток частного покрывала (рис. 7.2).

7.3.3. Размножение грибов

Вегетативное размножение осуществляется фрагментами мицелия (частями гиф) и особыми концевыми клетками (артроспорами и хламидоспорами), имеющими утолщенные стенки. У некоторых одноклеточных грибов (дрожжевые грибы) происходит *почкование* клеток. Бесполое размножение осуществляется посредством спор (*конидиоспор*), которые образуются в спорангиях (на *конидиеносцах*). Конидиеносцы представляют собой разветвленные концевые части мицелия, несущие конидиоспо-

ры на концах «веточек». Попадая в благоприятные условия, конидиоспора прорастает и из нее развивается мицелий гриба. У многих низших водных грибов бесполое размножение осуществляется посредством зооспор, которые развиваются в зооспорангиях. Половое размножение грибов возможно тогда, когда происходит слияние гамет, в результате чего образуется зигота. При этом половой процесс может быть *изо-, анизо-, оогамным* (у низших грибов см. рис. 7.4), *соматогамным* (при этом происходит слияние вегетативных органов или особей, например, хологамия у *Rhizophidium*) или *гаметангиогамным* (когда происходит слияние генеративных органов, например, у сумчатых грибов). Половые клетки грибов развиваются в особых генеративных органах — сперматозоиды в *антеридиях*, а яйцеклетки в *оогониях* (в случае оогонии). Для большинства грибов характерна зиготическая редукция, т. е. мейоз происходит сразу после образования диплоидной зиготы. У сумчатых грибов половое размножение осуществляется следующим образом. В плодовых телах развиваются особые сумки (*аски*), в которых находятся гаплоидные споры (аскоспоры). При прорастании аскоспор развивается мицелий, на котором возникают гаметангии — *аскогон* и *антеридий*. В процессе гаметангиогамии аскогон сливается с антеридием, в результате чего образуются аскогенные гифы с двумя ядрами. Затем кончик такой гифы крючкообразно загибается, формируется сумка, в которой сливаются два генетически различных ядра, и образуется зигота, которая трижды делится мейотически, в результате чего появляются 8 гаплоидных аскоспор. У базидиальных грибов сумок нет, а споры (*базидиоспоры*) развиваются на *базидиях* открыто. Для них характерна соматогамия (сливаются 2 клетки вегетативного мицелия), а не гаметангиогамия, как у сумчатых грибов.

7.3.4. Систематика грибов

Царство грибов насчитывает около 300 тыс. видов. В систематике грибов приняты следующие категории: царство, отдел, класс, группа порядков, порядок, семей-

ство, триба, род и вид. Для удобства изучения царство разделяют на 2 группы: низшие и высшие грибы. К низшим относятся:

Отдел хитридиомикеты — имеют зачаточный мицелий, размножаются зооспорами, половой процесс *изо-, анизо- и оогамный*. Представители: *Olpidium* (вызывает заболевание капусты — «черную ножку»), *Allomyces* (обитает на трупах насекомых, попавших в воду), *Physotherma* (паразитирует на различных злаках, особенно на кукурузе) и др.

Отдел оомицеты — имеют хорошо развитый неклеточный мицелий, клеточная стенка из целлюлозы, размножение бесполом путем — зооспорами и половым путем — оогамия. Представители: *Saprolegnia* (поражает икру рыб), *Zoophagus* (паразитирует на червях — колорадках, имеет ловчие приспособления для захвата этих животных), *Phytophthora* (паразитирует на многих растениях, например на картофеле).

Отдел зигомицеты — обладают хорошо развитым неклеточным мицелием, бесполое размножение спорангио- или конидиеспорами, половой процесс — зоогамия. Представители: *Mucor* (образует плесневый налет на различных гниющих субстратах), *Entomophthora* (паразитирует на насекомых).

К высшим относятся:

Отдел сумчатые грибы — характеризуется хорошо развитым мицелием, половой процесс — гаметангиогамия, бесполое размножение с помощью конидиеспор. Включает классы:

- ♦ *голосумчатые* — *Saccharomyces* (дрожжевые грибы);
- ♦ *зуаскомицеты* (собственно сумчатые) — *Claviceps* (спорынья, паразитирует на ржи, пшенице), *Erysiphe*, *Sphaerotheca* (возбудители мучнистой росы);
- ♦ *локулоаскомицеты* — *Venturia* (парша, паразитирует на яблоне), *Pleospora* (развивается на растительных остатках).

Отдел базидиальные грибы — мицелий хорошо развит, клеточный; половой процесс — соматогамия. Включает классы:

- ♦ холобазидиомицеты — различные трутовые грибы (трутовик обыкновенный, трутовик серножелтый), лисички, ежевики, болетовые грибы (белый, подберезовик, сатанинский гриб), агариковые (шампиньоны), сыроежки, навозники, гастеромицеты и др.;
- ♦ гетеробазидиомицеты — иудино ухо, дрожалковые;
- ♦ телиоспоровые — возбудители ржавчины (паразитируют на ржи, пшенице), головни.

Отдел несовершенные грибы — половой процесс не известен, бесполое размножение конидиями. Представители: *Botrytis* (возбудитель серой гнили земляники, тыквенных и т.д.), *Aspergillus* (образуют плесени на различных субстратах, вызывают поражение легких, мозга, кожи у человека и животных).

7.3.5. Значение грибов в жизни человека

Многие виды грибов являются ценными пищевыми объектами. Высокими вкусовыми качествами обладают такие грибы, как белый гриб, маслята, лисички, подберезовики, подосиновики, грузди, шампиньоны, вешенки. Различают несколько категорий *съедобности* грибов: высшую (белый гриб, лисичка, трюфель и др.), первую, вторую и т.д. Некоторые грибы являются *условно-съедобными* и могут быть использованы в пищу только после длительной кулинарной обработки. Съедобные и условно-съедобные грибы следует отличать от *несъедобных* и *ядовитых*. Несъедобные грибы не используются человеком в пищу, так как имеют жесткую сухую мякоть, обладают неприятным вкусом и запахом. К таким грибам относятся трутовики, перечный гриб, многие виды млечников (грибов с горьким млечным соком). Не всегда несъедобные грибы являются ядовитыми.

Ядовитые грибы, напротив, часто обладают обычным грибным вкусом, имеют приятный запах. Поэтому при сборе грибов следует соблюдать большую осторожность. Отравление грибами происходит благодаря наличию в них особых веществ-ядов *микотоксинов*. К ним относятся полипептиды: аманитин, аманин, фаллоидин

(содержатся в бледной поганке, мухоморах), иботеновая кислота, мускарин, и др. Микотоксины обычно быстро всасываются в пищеварительной системе и быстро приводят к отравлению. Некоторые грибы (даже при употреблении их в незначительном количестве) вызывают отравление, заканчивающееся смертью. К ним относятся бледная поганка, мухоморы, строчки, ложные опята. Механизмы действия грибных ядов на организм человека могут быть различными. Например, аманитины разрушают клетки печени (гепатоциты), фаллоидин приводит к разрушению мембран эритроцитов крови, блокирует ионные каналы в мембранах мышечных и нервных клеток. До сих пор остается неизученным химический состав и механизм действия большинства микотоксинов.

В некоторых случаях отмечаются отравления даже съедобными грибами. Это происходит тогда, когда их плодовые тела достаточно старые, повреждены личинками насекомых («червивые»), или если грибы собраны в загрязненных местах (в техногенных экотопах: в окрестностях крупных городов, у автомобильных и железных дорог). Дело в том, что грибы обладают способностью накапливать в плодовых телах вредные вещества (продукты промышленного производства, тяжелые металлы). Отравление грибами может произойти и в том случае, если их слишком много съесть или неправильно приготовить. Грибы — это тяжелая, трудноперевариваемая пища, богатая хитином. Поэтому в некоторых странах мира грибы вообще не употребляют в пищу.

Для профилактики грибных отравлений необходимо следовать правилу: не собирать неизвестных, старых (перезрелых) и поврежденных грибов, а также растущих у дорог, вблизи промышленных предприятий и населенных пунктов. Необходимо помнить, что грибы — это скоропортящийся продукт. Нельзя собирать грибы (особенно в жаркое время года) в полиэтиленовые пакеты, ведра и т.д.

Если отравление все-таки произошло, то необходима срочная госпитализация. При этом важно сохранить остатки грибного блюда для установления вида гриба и

его действующего начала (яда). Картина отравления может быть различной: тошнота, рвота, острые боли в области живота, головные боли, слабость, а в тяжелых случаях — нарушение работы сердца, судороги, коматозное состояние. Первая помощь при отравлении заключается в промывании желудка с активированным углем, перманганатом калия; проводится искусственное дыхание.

Помимо макромицетов, использующихся в пищу, большое значение в жизни человека имеют и микромицеты — различные плесневые и дрожжевые грибы. Грибы являются ценным сырьем для получения антибиотиков, в частности пенициллина (см. 7.2. «Бактерии»). В сельскохозяйственной биотехнологии большое значение отводится получению фитогормонов (гормонов роста растений). Так, например, гормон гиббереллины, усиливающий рост растений, и гибберелловую кислоту получают из грибной массы. Перспективным является получение некоторых инсектицидных (убивающих насекомых) препаратов. К ним относится, в частности, иботеновая кислота, добываемая из мухоморов.

7.4. Растения

7.4.1. Общая характеристика царства

Растения — это царство эукариотических фотоавтотрофных организмов. На нашей планете они играют важнейшую роль и являются продуцентами органических веществ и основным источником энергии для других живых организмов. Любые пищевые цепи, как бы запутанны они ни были, всегда начинаются с продуцентов — зеленых растений. В этой связи трудно переоценить то колоссальное общепланетарное значение, которое имеют растительные организмы на Земле. Они участвуют в организации всех основных типов сообществ (биомов), при этом характер биома определяется, главным образом, характером растительного компонента. Практически нет на Земле таких местообитаний, где

могли бы жить другие эукариоты, но не было бы растений.

Царству растений присуще огромное многообразие форм, что связано с широким распространением его представителей. Однако существует ряд признаков, по которым растения можно отличить от всех других групп эукариотических организмов:

1. Растения являются фотосинтезирующими организмами, основной тип питания для них — автотрофный. Однако иногда встречаются виды со смешанным (миксотрофным) и гетеротрофным питанием, например растения-паразиты;
2. Клетка растений имеет ряд специфических черт организации: она окружена клеточной стенкой, образованной волокнами целлюлозы, погруженными в белковосахаридный матрикс; имеет пластиды, важнейшими из которых являются хлоропласты; содержит крупные, постоянно существующие вакуоли, заполненные клеточным соком и окруженные тонопластом; центриоли отсутствуют; основным запасным веществом является крахмал или близкие по строению и химическим свойствам углеводы — багряниковый крахмал, ламинарин и др.
3. Растения, в отличие от животных, лишены способности активно передвигаться и ведут в основном прикрепленный образ жизни. По этой причине они не имеют костей, мышечной и нервной систем.
4. Растения практически не имеют специальных экскреторных органов.
5. Рост растений осуществляется только в определенных участках тела, образованных меристематическими, недифференцированными клетками. При этом растения являются открытыми ростовыми системами, т. е. могут расти в течение всей жизни.
6. Для осуществления взаимодействия между отдельными клетками, тканями и органами растения вырабатывают особые вещества — фитогормоны, имеющие, как правило, меньшую молекулярную массу по сравнению с гормонами животных. Известны 6 групп растительных гормонов: ауксины (стимули-

руют верхушечный рост, регулируют ростовую двигательную активность растений, приток воды и питательных веществ), гиббереллины (усиливают вытягивание стебля), цитокинины (регулируют процесс деления клеток, способствуют росту боковых побегов, задерживают старение листьев), абсцизовая кислота (тормозит все процессы роста), этилен (стимулирует процессы созревания плодов и опадания листьев), брассиностероиды (стимулируют увеличение размеров тела, повышают устойчивость к действию неблагоприятных факторов среды).

7. Растительный организм обладает способностью определенным образом ориентироваться в пространстве и реагировать на внешние воздействия. При этом отмечаются особые ростовые движения — тропизмы и настии. Тропизмы — движения, связанные с ростом частей тела растения, вызванные односторонним воздействием какого-либо фактора среды — света, химических веществ, воды, земного притяжения и др. В связи с этим различают соответственно — фототропизм, хемотропизм, гидротропизм, геотропизм. Настии — движения, вызванные общим диффузным действием факторов среды, не имеющие четкой ориентировки по отношению к ним, например движения лепестков цветка при смене дня и ночи.

8. Тело большинства растений в той или иной степени ветвится. Это объясняется необходимостью поддержания определенного соотношения между поверхностью и объемом во время роста (при увеличении организма его поверхность по отношению к линейным размерам увеличивается в квадрате, а объем — в кубе). Ветвление позволяет максимально увеличить световоспринимающую поверхность при увеличении размеров тела.

Царство растений насчитывает около 300 тыс. видов. В систематике растений приняты следующие категории таксономической иерархии: царство, отдел, класс, порядок, семейство, триба, род, секция, ряд, вид.

Для удобства изучения все царство обычно делят на

две группы, не имеющие систематического значения, так называемые *низшие* и *высшие* растения. Они отличаются по ряду признаков, важнейшими из которых являются: степень тканевой дифференциации тела (у низших растений оно представлено слоевищем или талломом и не расчленяется на листья, корни и стебли), особенности клеточной организации, пигментный состав и характер основных запасющих веществ, особенности размножения и жизненных циклов, строение генеративных органов.

К *низшим растениям* относят группу отделов — водоросли, а также лишайники, а к *высшим* — отделы: моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные или цветковые.

7.4.2. Группа отделов водоросли

Водоросли — это группа фотосинтезирующих автотрофных эукариотических организмов, объединяющая несколько отделов низших растений. От высших их отличает более простая морфологическая организация (их тело не разделено на корень, стебель и лист), отсутствие тканевой дифференцировки, специфические жизненные циклы с чередованием ядерных фаз, а также ряд физиологических и биохимических особенностей.

В этом разделе мы не рассматриваем так называемые синезеленые водоросли, или цианобактерии, которые являются прокариотами.

В настоящее время насчитывается около 20 тыс. видов различных водорослей, принадлежащих следующим отделам: красные, бурые, зеленые, золотистые, желто-зеленые, диатомовые, криптофициевые и эвгленовые водоросли. Представители этих групп различаются между собой главным образом особенностями организации клеток, специфическим набором пигментов, видом запасных питательных веществ, при наличии жгутиков — их организацией, и проч.

Само название говорит о том, что эти растения обитают главным образом в воде, однако большое число видов поселяется на суше (на поверхности почвы, влаж-

ных камнях, коре деревьев). В водах Мирового океана водоросли, будучи автотрофами, являются основными продуцентами (т. е. производителями) органических веществ, используемых в качестве пищи другими организмами, в этом заключается их огромная экологическая роль. Кроме того, водоросли выделяют кислород, необходимый для дыхания в воде как животным, так и растениям. Таким образом, они определяют уровень биологической продуктивности водоемов.

Эти организмы играют огромную роль в жизни человека. Они являются кормом для многих промысловых рыб и других животных, служат добавками в различных питательных смесях, входят в состав комбикормов. Микроскопические одноклеточные водоросли могут служить дешевым источником белков, углеводов и прочих веществ, необходимых для нормального роста и развития сельскохозяйственных животных и человека. В связи с этим все чаще прибегают к их искусственному культивированию. Некоторые водоросли можно употреблять в пищу, например «морскую капусту» (род ламинария).

Среди водорослей встречаются одноклеточные, многоклеточные и колониальные формы. Клетки водорослей имеют, в общем, характерное для растений строение. Тем не менее у некоторых относительно примитивных групп вегетативные клетки — «голые» — не имеют клеточной стенки. Что касается репродуктивных клеток (зооспоры, гаметы), то они также лишены клеточных стенок. В тех случаях, когда клеточная стенка имеется, она может быть образована не целлюлозой (как у высших растений), а некоторыми другими полисахаридами (ксилап, маннан), а также инкрустирована кремнеземом, карбонатом кальция и проч. У некоторых водорослей могут образовываться особые покровы в виде чешуек или панцирей.

Вакуолярная система, как правило, хорошо развита. Иногда (особенно в подвижных клетках) помимо вакуолей обычного типа имеются пульсирующие вакуоли, способные сокращаться и расширяться. Их основная функция — удаление из клетки избытка воды и продуктов метаболизма.

Хлоропласты водорослей называются хроматофорами. Чаще всего они занимают пристеночное положение и имеют чашевидную, цилиндрическую, лентовидную, зерновидную или дисковидную форму. В хроматофорах помимо хлорофилла а может находиться целый ряд дополнительных пигментов: хлорофиллы b, c, d, e, а также фикобилины, каратиноиды. Основная масса крахмала или других запасных веществ (например, ламинарина у бурых водорослей) накапливается в хлоропластах и концентрируется вокруг особых белковых телец — пиреноидов.

У многих подвижных групп водорослей в клетках имеется светочувствительное образование — глазок (или стигма), окрашенное обычно в кирпично-красный цвет из-за скопления в нем каротина. Благодаря стигме эти водоросли обладают фототаксисом (способностью к активному движению по направлению к свету).

С точки зрения морфологии для водорослей характерны следующие формы организации таллома (тела водорослей, не имеющего тканевой дифференцировки) (рис. 7.1):

ФОРМЫ ОРГАНИЗАЦИИ ТАЛЛОМА ВОДОРΟΣЛЕЙ

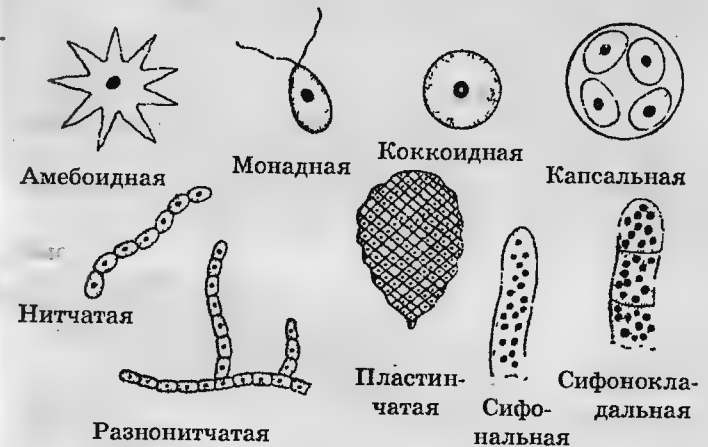


Рис. 7.3

1. Монадная — присуща одноклеточным жгутиконосцам и клеткам, служащим для размножения (зооспорам, гаметам) и характеризуется способностью к активному движению при помощи жгутиков.
2. Амебоидная — характерна для клеток, лишенных клеточных стенок и способных образовывать цитоплазматические отростки — «ложноножки» или ризоподии.
3. Капсальная — присуща неподвижным, одетым в оболочку или голым клеткам, погруженным в общую слизь.
4. Коккоидная — у неподвижных, одетых оболочкой клеток, одиночных или объединенных в цепочки.
5. Нитчатая — характеризуется тем, что клетки соединены в нити, которые могут ветвиться.
6. Разноритчатая — отличается от предыдущей тем, что различают 2 типа нитей: стелющиеся по субстрату и отходящие от них вертикальные.
7. Пластинчатая — тело водорослей представлено талломом в виде пластины.
8. Сифональная — хорошо развитое тело водорослей состоит из клеток, не имеющих поперечных клеточных перегородок, и представлено по сути одной гигантской клеткой с обширной цитоплазмой и множеством ядер.
9. Сифонокладальная — отличается от сифональной тем, что на более поздних этапах онтогенеза образуются перегородки и тело делится на многоядерные сегменты.

Необходимо отметить, что перечисленные типы организации развивались параллельно у различных групп водорослей, однако исходной считают монадную форму.

Весьма распространенным способом является вегетативное размножение при помощи фрагментов таллома, в основе которого лежит способность к регенерации всего тела растения из отдельных частей или клеток. Одноклеточные водоросли обладают способностью к простому делению надвое.

Бесполое размножение водорослей осуществляется посредством особых спор. Различают подвижные споры,

имеющие один или несколько жгутиков (зооспоры), и неподвижные безжгутиковые (апланоспоры). И те и другие выходят наружу в окружающую их воду при разрыве стенок спорангиев, в которых они развиваются. Попадая на подходящий субстрат при благоприятных условиях, споры прорастают и дают начало новому вегетативному телу.

Половое размножение (процесс слияния двух различных в генетическом отношении половых клеток (гамет) и образования зиготы) характерно для большинства водорослей. В случае одноклеточных жгутиковых форм сливаться друг с другом могут сами особи (такой половой процесс носит название хологамии). Некоторые неподвижные, лишенные жгутиков формы могут размножаться путем конъюгации, соединяясь между собой посредством своеобразных цитоплазматических мостиков (анастомозов), по которым происходит обмен ядерным материалом между клетками. Во всех остальных случаях половой процесс осуществляется с помощью гамет, образующихся в особых половых структурах — гаметангиях. Гаметы могут значительно различаться по форме, размерам, наличию или отсутствию жгутиков. На этом основании выделяют 3 типа полового процесса (рис. 7.4):

1. Изогамия — сливающиеся гаметы подвижны (имеют один или несколько жгутиков) и внешне не отличаются друг от друга.

ТИПЫ ПОЛОВОГО ПРОЦЕССА У ВОДОРосЛЕЙ

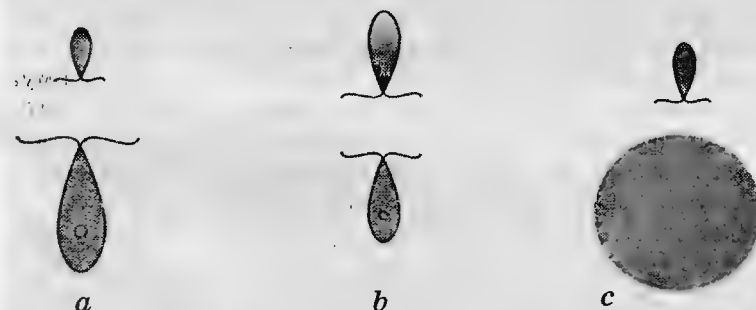


Рис. 7.4: а — анизогамия, б — изогамия, с — оогамия

2. Анизогамия (гетерогамия) — и мужские и женские гаметы имеют жгутиковый аппарат, но различаются размерами.
3. Оогамия — женские гаметы крупные, неподвижные, лишены жгутиков; как правило, имеют сферическую форму; а мужские — мелкие, подвижные, со жгутиками, имеют каплевидную, вытянутую или округлую форму.

Жизненные циклы различных систематических групп водорослей весьма разнообразны, о некоторых из них будет сказано ниже.

Здесь мы рассмотрим биологию 3 наиболее многочисленных и распространенных отделов водорослей.

Отдел красные водоросли — группа, насчитывающая около 4 тыс. видов, распространенных преимущественно в теплых водах морей и океанов, известно несколько пресноводных видов. От других отделов их отличают следующие особенности:

1. В хроматофорах помимо хлорофилла а (основного фотосинтезирующего пигмента) присутствует хлорофилл d, каротиноиды и различные фикобилины, это позволяет им поселяться на значительных глубинах — обладая красной, багряной, бурой или почти черной окраской, они могут воспринимать лучи зелено-голубой и сине-фиолетовой частей спектра, которые глубже других проникают в толщу воды.
2. Основным запасным продуктом является полисахарид — багрянквый крахмал, отличающийся по строению, химическому составу и свойствам от обычного крахмала.
3. Клетки одеты оболочкой, имеющей хрящеватую или слизистую консистенцию, кроме того, клеточная стенка часто инкрустируется известью.
4. Жизненные циклы, как правило, включают три фазы: гаплоидную гаметофитную, диплоидную карпоспорофитную и диплоидную тетраспорофитную.
5. Подвижные стадии в жизненном цикле отсутствуют. Жизненный цикл и особенности размножения красных водорослей рассмотрим на примере полисифония (рис. 7.5). Таллом этой водоросли состо-

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КРАСНЫХ ВОДОРосЛЕЙ

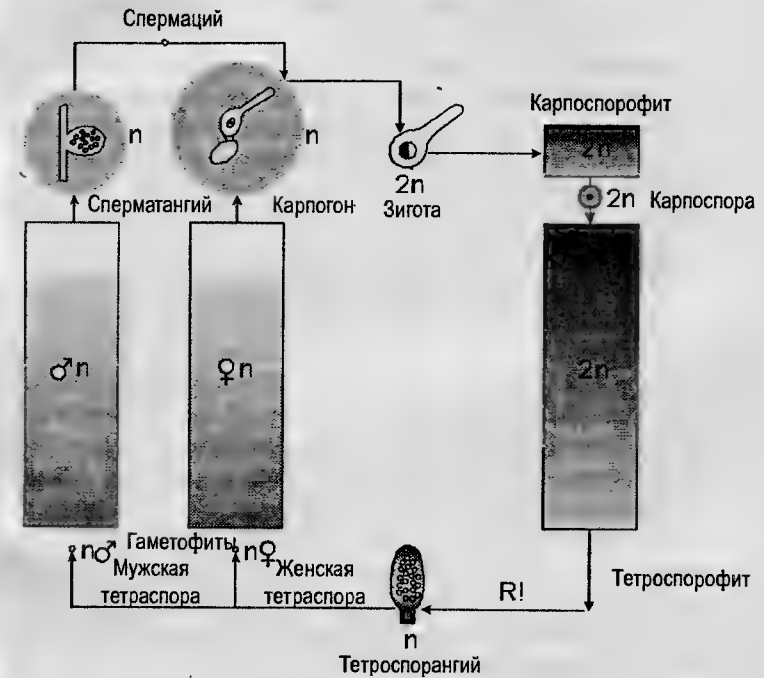


Рис. 7.5

ит из имеющих гаплоидное количество хромосом клеток и является гаметофитом. Полисифония — двудомное растение. На мужских гаметофитах образуются гаметангии, в которых формируются неподвижные спермии. На женских гаметофитах образуются гаметангии, состоящие из расширенной базальной части, заключающей яйцеклетку, и отростка, воспринимающего спермии. Последние достигают женских гаметангиев, пассивно переносимых током воды. После оплодотворения образуется зигота (2n), дающая начало диплоидному карпоспорофиту, от которого отщипываются лишённые жгутиков диплоидные карпоспоры. Они попадают в окружающее водное пространство и при благоприят-

ных условиях прорастают на подходящем субстрате, формируя тетраспорофит ($2n$), морфологически и внешне мало отличный от гаметофитов. На нем развиваются тетраспорангии, в которых в результате редукционного деления образуются внешне одинаковые гаплоидные тетраспоры, которые, прорастая, дают начало мужским и женским гаметофитам. Цикл, таким образом, замыкается.

К красным водорослям относятся представители родов порфира, бангия, немалион, анфельция и др.

Отдел бурые водоросли. Как и красные водоросли, это преимущественно морская группа, насчитывающая около 1,5 тыс. видов, обитающих в основном в умеренных и холодных водах. Среди них есть одноклеточные микроскопические формы и многоклеточные гиганты, достигающие нескольких десятков метров в длину (например, ламинарии). Бурые водоросли характеризуются следующими особенностями:

1. В хромофорах помимо хлорофилла *a* содержится хлорофилл *c*, бета-каротин и бурые ксантофиллы (в частности фукоксантин).
2. Основным запасным веществом является полисахарид ламинарин.
3. В жизненном цикле присутствуют подвижные стадии — зооспоры и гаметы, имеющие два жгутика и стигму.
4. Редукционное мейотическое деление в цикле развития происходит непосредственно перед образованием спор (спорическая редукция), хотя для некоторых групп характерна гаметическая редукция (в результате мейоза происходит образование гамет).
5. Наблюдается более сложная дифференцировка таллома: у высокоорганизованных форм (макроцистис, ламинария) различают пластинку таллома, ножку и прикрепительный диск с ризоидами.
6. Внутри талломов появляются специализированные клетки, основная функция которых — проведение питательных веществ.

Жизненный цикл бурых рассмотрим на примере ламинарии (рис. 7.6). Крупный высокодифференцирован-

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ЛАМИНАРИИ

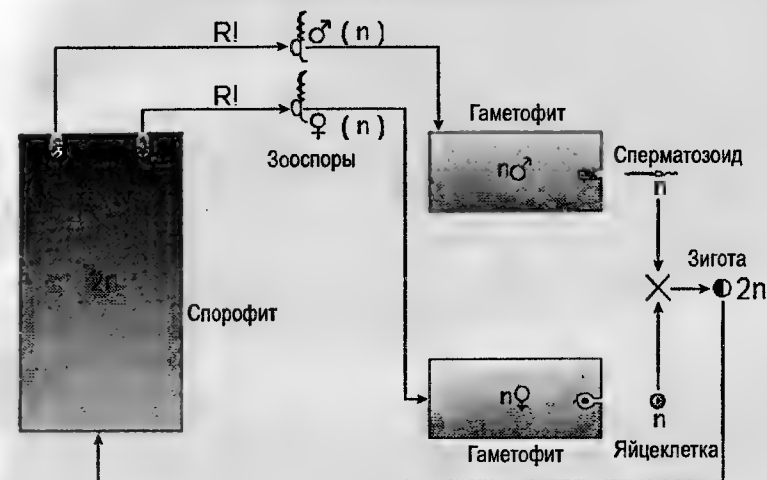


Рис. 7.6

ный таллом этой водоросли представляет собой спорофит ($2n$). На нем развиваются спорангии, содержимое которых подвергается редукционному делению, в результате которого образуются гаплоидные зооспоры с двумя жгутиками. По мере созревания спор стенки спорангиев разрываются и внешне ничем друг от друга не отличимые, но функционально различные (либо мужские, либо женские) зооспоры попадают в воду. Попадая на подходящий субстрат, они теряют жгутики и прорастают, давая начало мужским и женским гаметофитам. На мужских гаметофитах развиваются мужские гаметангии — антеридии, продуцирующие двухжгутиковые сперматозоиды; а на женских — оогонии, в которых образуются неподвижные яйцеклетки. Освободившись из антеридия, сперматозоиды попадают в оогонии и оплодотворяют яйцеклетку. Из возникшей таким образом зиготы вырастает диплоидный спорофит, на поверхности талломной пластины которого развиваются спорангии, и цикл повторяется.

К бурым водорослям относятся представители родов фукус, саргассум, макроцистис, ламинария и др.

Отдел зеленые водоросли — преимущественно пресноводная группа, насчитывает около 7 тыс. видов. Помимо водной среды некоторые виды обитают на суше, на поверхности влажных камней, скал, почве, а также вступают в симбиотические отношения с некоторыми животными (губками, кишечнорастворимыми, оболочниками) и грибами. Среди зеленых водорослей встречаются как одноклеточные, так и многоклеточные формы, достигающие нескольких метров в длину. У представителей этого отдела:

1. В хлоропластах содержатся хлорофиллы *a* и *b*, обладающие в количественном отношении над каротиноидами, ксантофиллами и другими пигментами.
2. Хлоропласты имеют весьма совершенную организацию, сходную с подобной у пластид высших растений.
3. Основным запасным веществом, накапливающимся в хлоропластах, является крахмал.
4. Клеточная стенка образована в основном целлюлозой.
5. Часто наблюдается, как и у высших растений, правильное чередование полового и бесполого поколений.
6. Встречаются все типы морфологической организации — от монадной до пластинчатой и сифонокладальной.

Остановимся на рассмотрении особенностей размножения двух представителей отдела зеленые водоросли.

Хламидомонада — одноклеточная двужгутиковая водоросль, обитающая в пресноводных водоемах. Размножается как бесполом, так и половым путем. В жизненном цикле (рис. 7.7) преобладает гаплоидная фаза. В случае бесполого размножения содержимое вегетативной (обычной свободноживущей) клетки (n) делится 2 раза митотически, в результате под оболочкой материнской клетки образуются 4 дочерние. После разрыва оболочки они выходят наружу, растут до размеров материнской клетки и тоже переходят к бесполому размножению. В случае полового размножения эти же клетки

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ХЛАМИДОМОНАДЫ

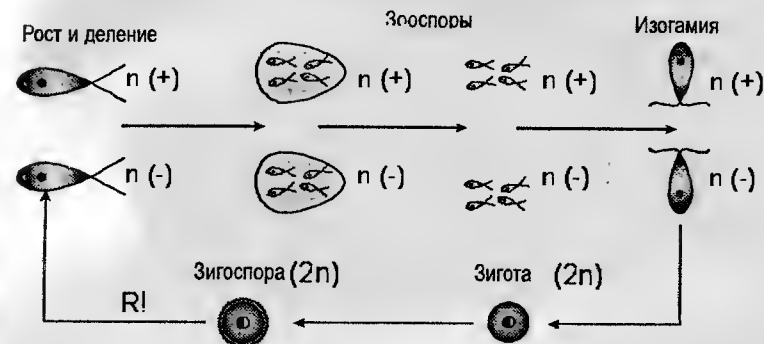


Рис. 7.7

могут и не увеличиваться в размерах, а сразу после выхода из материнской оболочки сливаться с другими клетками с образованием диплоидной зиготы. Для хламидомонады характерен изогамный половой процесс, поэтому в данном случае говорят не о мужских и женских гаметах, а о «—» и «+» штаммах. Процесс слияния происходит следующим образом. Клетки различной половой ориентации сближаются передними полюсами, их жгутики склеиваются и образуется так называемая оплодотворяющая трубка, благодаря которой осуществляется межклеточный контакт. После этого происходит слияние цитоплазм 2 клеток (плазмोगамия), за которой следует слияние ядер (кариогамия). Образовавшаяся зигота покрывается толстой оболочкой и превращается в зигоспору. В таком состоянии хламидомонада переносит неблагоприятные условия (например, высыхание водоемов). После периода покоя содержимое зигоспоры делится мейотически и образуются 4 гаплоидные клетки — особи. Стенка зигоспоры разрывается и клетки выходят наружу.

Хлорелла — одноклеточная водоросль, лишенная жгутиков и обитающая в самых разнообразных средах: в пресных и соленых водоемах, на влажной почве, скалах и т. д. Половой процесс для этой водоросли не известен. Содержимое каждой материнской клетки хлореллы

лы делится митотически 2 или 3 раза, в результате формируется 4 или 8 дочерних клеток. Затем происходит разрыв материнской оболочки, клетки выходят наружу, увеличиваются в размерах и делятся вновь.

7.4.3. Лишайники

Лишайники — это очень необычная группа живых организмов, представляющих собой симбиотические ассоциации некоторых грибов (главным образом отделов аскомицеты и базидиомицеты) и водорослей. При этом между симбионтами возникают очень тесные связи, в результате чего формируется морфологически и физиологически целостный организм. Такое сосуществование гриба и водоросли является постоянным. Нередко удается разделить лишайниковые компоненты: отдельно выделить водоросль и гриб, которые могут некоторое время нормально существовать друг без друга. Однако физиологические, биохимические и морфологические особенности, проявляемые этими организмами во время сосуществования в лишайнике, часто значительно отличаются от их индивидуальных свойств.

Благодаря своей «двойственной» природе, лишайники чрезвычайно выносливы. Это объясняется большой лабильностью в отношении способов питания (так как водоросль является автотрофным компонентом, а гриб — гетеротрофным), а также способностью впадать в состояние анабиоза, при этом организм сильно обезвоживается (слоевище может содержать до 2% воды). В состоянии покоя лишайники могут переживать действия самых различных неблагоприятных факторов, например, сильного перегрева или охлаждения, практически полного отсутствия влаги и т. д. Вместе с тем лишайники гигроскопичны и моментально впитывают даже мельчайшие капельки воды во время туманов. Поглощая воду, эти организмы очень быстро выходят из анабиотического состояния, как бы оживают, у них усиливаются процессы дыхания, активизируются фотосинтетические реакции клеток водорослей.

Биологические особенности позволили группе лишайников заселить, казалось бы, самые неблагоприятные местообитания. Эти растения можно встретить на скалах среди вечных льдов и снегов в высокогорьях, во внутренних районах Антарктиды, на безжизненных арктических островах, в бесплодных пустынях, на совершенно голых вулканических образованиях.

Часто лишайники являются пионерами заселения того или иного участка суши. Благодаря их жизнедеятельности частично разрушаются скальные породы и формируется первичный почвенный слой. Наибольшее разнообразие этих организмов отмечается во влажных местообитаниях, таежных, смешанных лесах, где они поселяются на камнях, поверхности почвы или ветвях и стволах деревьев. Велико значение тундровых лишайников, которые образуют иногда на каменистых, песчаных и супесчаных почвах практически сплошной покров (например, в Северной Якутии, на Таймыре).

Несмотря на высокую устойчивость к действию неблагоприятных природных факторов, лишайники совершенно не выносят загрязнения атмосферы и субстратов различными химическими веществами, и прежде всего, соединениями серы, в особенности сернистым газом. Вот почему они практически отсутствуют в крупных городах, вблизи промышленных предприятий, у автомобильных и железных дорог.

Лишайники играют немалую роль в жизни человека. Всем хорошо известно, что ягель, или «олений мох» (имейте в виду, что это именно лишайник, а не мох), является основным кормом для северных оленей. Так называемый «исландский мох» (цетария исландская, тоже лишайник!) является ценным лекарственным сырьем. Благодаря своим биохимическим особенностям, главным образом наличию лишайниковых кислот, многие лишайники обладают выраженными бактерицидными и бактериостатическими свойствами и применяются для приготовления различных лекарственных препаратов.

Тело лишайников представлено слоевищем, имеющим размеры от долей миллиметра до нескольких десятков сантиметров (у усней), построенным из 2 компонентов —

водорослевого (*фикобионт*) и грибного (*микобионт*). Они тесно взаимосвязаны и выполняют различные функции: водоросли осуществляют синтез основных органических веществ, а грибы поглощают воду и минеральные соли. Гифы гриба могут по-разному контактировать с клетками водорослей: либо проникать сквозь клеточную стенку внутрь клетки, либо плотно прилегать к клеткам водорослей, не прорывая их стенок. В симбиотические отношения с грибом могут вступать зеленые и бурые водоросли. Чаще всего основным фикобионтом является зеленая водоросль *требуksия*. Иногда фикобионтами являются прокариоты — синезеленые водоросли.

Различают два основных типа анатомической организации слоевища. Если в состав лишайника входит синезеленая водоросль, то ее клетки диффузно располагаются в талломе и их оплетают гифы гриба. Такой относительно однородный тип организации называют *гомомерным*.

Если же водорослевой компонент представлен эукариотическими организмами, то слоевище имеет более сложную организацию и называется *гетеромерным*. В нем обычно можно выделить 4 слоя: верхнюю кору, образованную плотно переплетенными гифами гриба; водорослевый слой, состоящий из клеток водорослей и грибных гиф; сердцевину с рыхло расположенными гифами; и нижнюю кору, подобную верхней и имеющую вдобавок особые структуры для прикрепления к субстрату — ризоиды, ризины, центральный гомф или гаптеры (рис. 7.8).

Чаще всего встречается 3 морфологических типа организации слоевища:

- 1) накипное;
- 2) листоватое;
- 3) кустистое.

Рост лишайников осуществляется крайне медленно — всего по несколько миллиметров в год.

Размножение лишайников может осуществляться либо половым путем (за счет грибного компонента, так как клетки водорослей в талломе могут размножаться только вегетативно), либо бесполом. Особенности по-

ГЕТЕРОМЕРНОЕ СЛОЕВИЩЕ ЛИШАЙНИКОВ



Рис. 7.8

лового процесса зависят от характера микобионта и сходны с таковыми для свободноживущих грибов.

Чаще всего лишайники размножаются бесполом путем — частями таллома, соредиями или изидиями. *Соредии* — вегетативные образования, напоминающие клубочки, состоящие из одной или нескольких клеток водорослей, оплетенных гифами гриба. Располагаются они под коровым слоем и при его разрыве выходят наружу. *Изидии* — вегетативные образования, возникают как выросты верхней поверхности слоевища и также содержат клетки водорослей, оплетенные гифами гриба.

В настоящее время не существует четко разработанной системы лишайников. Обычно в зависимости от характера грибного компонента (аскомицеты, базидиомицеты или несовершенные грибы) выделяют три класса:

- ♦ сумчатые (самый многочисленный);
- ♦ базидиальные;
- ♦ несовершенные лишайники.

7.4.4. Общая характеристика высших растений

К высшим относятся все листостебельные растения, размножающиеся спорами или семенами. Возникнове-

ние этой группы организмов стало возможным только в начале девона, т. е. в то время, когда появились первые наземные растения. В процессе приспособительной эволюции к жизни в воздушно-наземной среде обитания сформировался особый тип строения тела растения, который на анатомическом уровне выражается в появлении всех основных видов тканей и их систем (см. «Растительные ткани»), а на морфологическом тем, что тело растений состоит из трех основных вегетативных органов — корня, стебля и листа.

7.4.5. Корень

Корень у большинства высших растений представляет собой подземную часть спорофита, специализированную для выполнения ряда жизненно важных функций, таких как закрепление растения в почве, поглощение воды и минеральных веществ, синтез гормонов (цитокининов и гиббереллинов), ферментов и некоторых других соединений, выделение продуктов метаболизма, запасаание воды и питательных веществ.

Совокупность всех корней, принадлежащих одному растению, образует корневую систему, которая у семенных растений может относиться к одному из двух основных типов.

1. В случае *стержневой корневой системы* главный корень, развивающийся непосредственно из корешка зародыша, сохраняется на протяжении всей жизни растения. От главного отходят *боковые корни*, образующие вместе с ним основную массу корневой системы. Стержневая корневая система встречается у голосеменных и многих покрытосеменных (главным образом у представителей класса двудольные).
2. *Мочковатая корневая система* характеризуется тем, что главный корень существует недолго и быстро отмирает (у однодольных цветковых). Основная же масса корневой системы образована *придаточными корнями*, развивающимися на стебле.

На поперечном срезе корня можно различить:

- ♦ наружную ризодерму, покрывающую молодой корень;
- ♦ кору, представленную паренхимными клетками;
- ♦ центральный цилиндр, образованный наружным слоем эндодермы, под которой находятся перицикл (образовательная ткань, принимающая участие в формировании боковых корней), пучки первичной флоэмы и ксилема (ксилема располагается в центре) (рис. 7.9).

Для древесных растений (главным образом голосеменных и двудольных) характерен *вторичный рост*, т. е. утолщение осевых органов — стебля и корня. В этом случае, вследствие деятельности боковой меристемы — *камбия*, образуются *вторичные ткани*: вторичная флоэма и вторичная ксилема (древесина). Первичный покров — ризодерма — замещается вторичным — перидермой (см. ниже) (рис. 7.10).

На продольном разрезе обычно различают 4 основных зоны корня (рис. 7.11): зону деления (меристематическую), зону растяжения или роста, зону всасывания и зону проведения. *Зона деления* представлена корневой верхушечной меристематической тканью. Верхушка кор-

ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ ДВУДОЛЬНЫХ

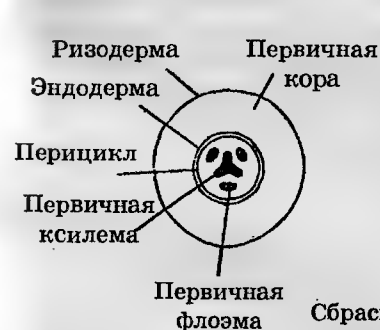


Рис. 7.9

ВТОРИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ ДВУДОЛЬНЫХ



Рис. 7.10

ЗОНЫ КОРНЯ



Рис. 7.11

ня покрыта, подобно наперстку, корневым чехликом. Он представлен массой клеток, защищающих нежную меристему от повреждений, по мере продвижения корня в почве во время роста. Поверхностные клетки чехлика постоянно слущиваются и замещаются вновь образовавшимися в результате деятельности меристематической ткани. Помимо этого, для облегчения продвижения корня среди частиц почвы, клетки чехлика выделяют слизистые вещества. В зоне деления осуществляется синтез гормонов и других биологически активных веществ. Образовавшиеся в результате активности меристемы клетки интенсивно растут.

Участок, в котором происходит рост клеток путем их растяжения, называется *зоной растяжения*. В выше лежащих отделах корня происходит дифференциация клеток и формирование основных типов тканей. На некотором расстоянии от верхушки корня образуются корневые волоски — волосовидные выросты ризодермальных клеток, увеличивающие всасывающую поверхность органа. Их основная функция — поглощение воды и минеральных веществ из почвы.

Та часть корня, которая покрыта корневыми волосками, носит название *зоны всасывания*. Вода попадает в тело растения через ризодерму, поверхность которой сильно увеличена благодаря наличию корневых волосков. Передвижение воды и минеральных веществ в корне осуществляется 2 путями — по симпласту и апопласту.

Симпласт — это совокупность всех протопластов клеток, соединенных посредством плазмодесм. *Апопласт* включает в себя все межклеточные пространства и клеточные стенки. Передвижение воды от поверхности корня к эндодерме осуществляется по апопластическому пути. Через эндодерму вода перемещается по симпласту, так как стенки ее клеток имеют водонепроницаемые утолщения — *пояски Каспари*. Затем она проходит через перецикл, достигает ксилемы и по ее элементам попадает ко всем другим частям тела растения. Ионы минеральных веществ поглощаются клетками ризодермы, проникают в их протоплазму и по симпластическому пути перемещаются к элементам ксилемы. В сосуды или трахеиды ионы секретируются из окружающих паренхимных клеток путем активного мембранного транспорта.

Зона корня, лишенная корневых волосков, располагающаяся между зоной всасывания и основанием стебля, называется *зоной проведения*.

7.4.6. Стебель

Стебель — часть спорофита, вегетативный орган растения, несущий листья, почки, органы размножения. Его основные функции — проводящая и опорная, помимо этого в стеблях некоторых растений накапливаются вода и запасные питательные вещества. На стеблях развиваются главные фотосинтезирующие органы растения — листья. В ряде случаев и сами стебли могут фотосинтезировать.

Данный орган чаще имеет метамерное (членистое) строение и состоит из узлов (мест отхождения от него листьев) и междоузлий (участков стебля между двумя соседними узлами). Помимо листьев на стеблях располагаются почки — зачатки побега, защищенные молоды-

ми листьями или почечными чешуями. По расположению на стебле различают *верхушечные*, обеспечивают удлинение органа, и *боковые (пазушные)* почки, благодаря которым осуществляется ветвление. Помимо стебля почки могут образовываться на корнях, в этом случае они называются *придаточными*.

Принято выделять следующие основные типы ветвления (рис. 7.12):

1. Дихотомическое (или вильчатое) — осуществляется за счет верхушечных меристем. Веточки, образуемые в результате деятельности верхушечной почки, повторно вильчато ветвятся (встречается, в частности, у плаунов);
2. Моноподиальное — верхушечная почка функционирует постоянно, таким образом осуществляется верхушечный рост, при этом главная ось вытягивается и от нее отходят боковые ветви (многие голосеменные);
3. Симподиальное (или перевершинивание) — боковые ветви в росте быстро обгоняют главную ось, которая может совсем прекратить свой рост. При этом боковая ветвь перевершинивает главный побег, сдвигает его в сторону и принимает его направление роста и внешний вид (цветковые).

ТИПЫ ВЕТВЛЕНИЯ

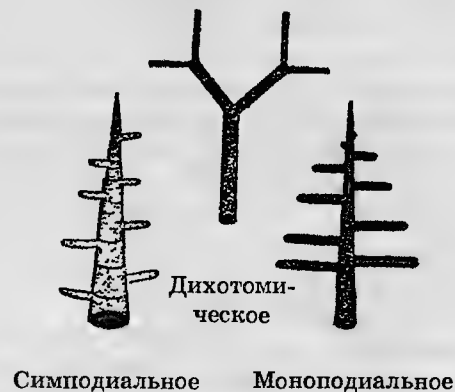


Рис. 7.12

Стебли различных растений могут иметь разную анатомическую организацию, но у семенных первичное строение стебля таково: снаружи он покрыт эпидермой, под ней находится первичная кора, образованная паренхимной тканью, и проводящие пучки (рис. 7.13). В последних кнаружи располагается флоэма, а ближе к центру — ксилема. Пучки разделены паренхимной тканью — *сердцевинными лучами*. Центральную часть стебля образует сердцевина, состоящая из клеток паренхимы.

У древесных растений в пучках между флоэмой и ксилемой закладывается так называемый пучковый камбий, а между пучками — межпучковый. В дальнейшем камбиальный слой образует единое кольцо. В результате деятельности камбия закладываются вторичные ткани — вторичная флоэма и вторичная ксилема. При этом вторичной ксилемы (древесины) всегда больше, чем вторичной флоэмы. Параллельно с этим первичный покров (эпидерма) замещается пробкой, образуемой пробковым камбием (феллогеном), который кнаружи откладывает пробку (феллему), а вовнутрь — пробковую кожу (феллодерму). Пробковый камбий, пробка и пробковая кожа вместе составляют перидерму (рис. 7.14).

Стебель имеет различные видоизменения — луковичи, клубни, колючки, корневища (см. раздел «Цветковые»).

ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ ДВУДОЛЬНЫХ



Рис. 7.13

ВТОРИЧНОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ ДВУДОЛЬНЫХ



Рис. 7.14

7.4.7. Лист

Лист — вегетативный орган высших растений, располагающийся на стебле, обладающий ограниченным ростом и выполняющий главным образом функции фотосинтеза, газообмена и испарения воды (транспирации). Фотосинтез осуществляется в клетках листьев. В результате этого процесса образуется большое количество органических веществ, которые по флоэме доставляются ко всем другим частям тела растений. Проводящая система листьев является продолжением проводящей системы стебля. В узлах от продольного стеблевого проводящего пучка отходят пучки, направляющиеся в листья. Такой отходящий пучок называется листовым следом, он становится заметным на стебле после опадения листа. Расположение листьев на стебле может быть очередным (спиральным), супротивным и мутовчатым.

Листья по степени рассеченности листовой пластинки делятся на простые и сложные. Сложные могут быть парно- и непарноперистосложными, а также пальчато-

ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЕ И ЛИСТЬЯ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ



Рис. 7.15

сложными. По характеру разветвления проводящей системы листа различают сетчатое, перистое, дуговое и параллельное жилкование (рис. 7.15). Кроме того, листья могут быть черешковыми, если они имеют листовую пластинку и черешок, и влагалищными (лишенными черешка) — основание их листовой пластинки охватывает стебель.

На поперечном срезе листовой пластинки видно, что сверху лист покрыт эпидермой верхней поверхности. Поверх эпидермы откладывается слой кутикулы, образованной воскоподобным веществом — кутином. Под эпидермой располагается полисадная (столбчатая) фотосинтезирующая паренхима (хлоренхима), после которой лежит слой губчатой хлоренхимы с беспорядочно расположенными клетками и большими межклетниками. Нижняя поверхность листа образована эпидермой нижней поверхности с множеством устьиц.

Каждое устьице состоит из двух замыкающих бобовидных клеток. При падении тургорного давления вследствие недостатка воды стенки замыкающих клеток спадаются и закрывают устьичную щель. По мере их насыщения водой они вновь расправляются, и устьица раскрываются. Таким образом осуществляется регуляция интенсивности транспирации (или испарения воды листом).

Транспирация имеет большое физиологическое значение, так как обеспечивает продвижение воды от корня по стеблю к листьям (так как осуществляется постоянное подсосывание воды из почвы), и происходит охлаждение поверхности растения, что служит защитой от перегрева.

Помимо испарения воды устьица обеспечивают поглощение растениями углекислого газа, необходимого для фотосинтеза, и выделение кислорода, а также поглощение кислорода и выделение CO_2 при дыхании.

7.4.8. Размножение высших растений

Для всех высших растений характерен оогамный половой процесс и жизненный цикл с чередованием двух фаз — гаплоидной (n) (гаметофита) и диплоидной (2n)

(спорофита). У подавляющего большинства высших растений (за исключением *моховидных*) в жизненном цикле преобладает спорофитная фаза.

На спорофите обычно возникают мешковидные образования, называемые *спорангиями*. В них в результате процессов спорогенеза, сопровождаемых редукционным мейотическим делением, формируются споры, которые у высших растений всегда гаплоидны. Спорангии могут располагаться либо поодиночке, либо группами (эти группы спорангиев называются *сорусами*). В процессе эволюции сорусы преобразуются в *семязачатки*, из которых у семенных растений развиваются семена.

На гаметофите же формируются особые половые структуры гаметангии, в которых образуются половые клетки — гаметы. В мужских гаметангиях (они называются *антеридиями*) формируются сперматозоиды (подвижные мужские гаметы, имеющие жгутиковый аппарат) или спермии (неподвижные женские гаметы с редуцированным жгутиковым аппаратом). Женские гаметангии, в которых образуются яйцеклетки, называются *архегониями*. Они имеют сходное строение практически у всех групп высших растений и состоят из брюшка, в котором помещаются яйцеклетка (или яйцеклетки), и шейки.

В результате оплодотворения яйцеклетки, которое происходит внутри архегония, образуется диплоидная зигота. Она делится, в результате чего формируется спорофит. Он возникает на гаметофите и защищен его тканями. На начальных этапах формирования спорофита гаметофит обеспечивает его питание.

В цикле развития высших растений наблюдается спорическая редукция, т. е. редукция числа хромосом в результате мейотического деления, сопровождающего процесс образования спор. По этой причине в спорангиях на диплоидном ($2n$) спорофите образуются всегда гаплоидные (n) споры. Из спор развиваются только гаметофиты, а из зигот — только спорофиты.

На представленной схеме (рис. 7.16) изображен жизненный цикл высших растений. Следует, однако, иметь в виду, что соотношение спорофита и гаметофита нико-

гда не бывает одинаковым. У моховидных преобладает гаметофит, а у всех остальных групп — спорофит, при этом гаметофит может редуцироваться до нескольких клеток (у голосеменных и особенно у покрытосеменных).

У некоторых высших образуются два типа спор — мужские и женские (например, у цветковых, голосеменных, некоторых плауновидных и папоротниковидных). Это явление называется *разноспоровостью* или *гетероспорией*, и возникло оно как приспособление к жизни на суше. При прорастании этих спор формируются однополые гаметофиты — мужские и женские. Мужские споры называются *микроспорами*, они обычно мельче женских (*мегаспор*). Соответственно, те спорангии, в которых формируются микроспоры, называются *микроспорангиями*, а те, в которых образуются мегаспоры, — *мегаспорангиями*. Спорангии располагаются на спороносных листовых структурах — микро- и мегаспорофиллах. Для других групп высших растений характерна равноспоровость или *гомоспория*. Это значит, что в их спорангиях происходит формирование спор, при прорастании которых развиваются обоеполые гаметофиты.

СХЕМА ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

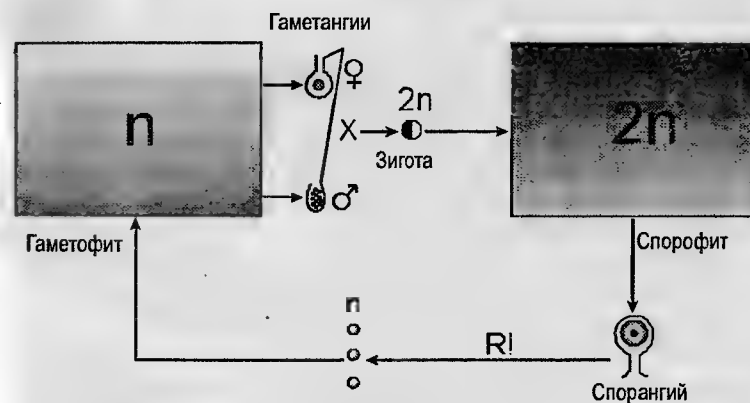


Рис. 7.16

7.4.9. Отдел моховидные

Моховидные представляют совершенно особую линию развития высших растений. Главная отличительная особенность этой группы состоит в том, что в жизненном цикле моховидных преобладает гаметофитная стадия или, как еще иначе говорят, гаметофитное поколение, хотя этот термин и не совсем удачен. Спорофит же в значительной степени редуцирован и развивается на гаметофите. Гаметофитная стадия — это этап жизненного цикла растений от споры до зиготы.

На гаметофитах образуются мужские и женские гаметангии, т. е. половые органы, называемые соответственно антеридиями и архегониями, таким образом, это половая, гаплоидная стадия, в противоположность спорофиту. Спорофитная стадия есть этап жизненного цикла от момента образования зиготы до начала спорообразования. На спорофитах развиваются спорангии, в которых образуются споры; это бесполое, диплоидная стадия индивидуального развития.

Моховидные — второй по численности после цветковых отдел высших растений, насчитывающий около 25 тыс. видов, встречающихся практически на всех континентах, в самых разнообразных, порой экстремальных, условиях обитания. Особенно широко эта группа растений распространена во влажных местообитаниях, что связано с их биологическими особенностями. Они встречаются в лесах умеренного пояса и тропиков, на болотах, в тундрах, во влажных горных лесах, по берегам ручьев и лесных проток. Среди них есть и виды, живущие в пресноводных водоемах. Морских обитателей нет, хотя некоторые виды поселяются на скалах в полосе прибой. Лишь относительно небольшая часть моховидных встречается в сухих местообитаниях, таких как степи, саванны и даже каменистые пустыни, сохраняя при этом жизнеспособность в течение нескольких лет отсутствия влаги.

Эти растения обитают на самых разнообразных субстратах: почве, скалах, камнях, стволах деревьев, валежнике, образуя при этом во влажных лесах мощные

моховые подушки, впитывающие, в силу гигроскопичности, большие количества воды.

В тропических лесах некоторые виды мхов могут поселяться на поверхности листовых пластинок других высших растений, например, цветковых или папоротникообразных и образуют особую группу так называемых *эпифиллов* («эпи» — на и «филлос» лист), наносящих растению-хозяину значительный вред, так как они располагаются на активно ассимилирующих участках листовой поверхности. Вместе с тем настоящих паразитов среди моховидных нет.

Большинство моховидных являются тенелюбивыми и встречаются там, где из-за затенения не могут произрастать другие растения. Поэтому в темных хвойных лесах развивается мощный моховой покров.

Моховидные имеют совершенно особое положение в природе, поселяясь на таких субстратах и в таких местообитаниях, которые являются совершенно недоступными для других групп растений. Являясь важнейшими продуцентами, они играют большую роль на начальных стадиях почвообразовательных процессов, регулируют водный баланс суши в природе. При этом моховидные совершенно не выносят антропогенного загрязнения среды, особенно серусодержащими соединениями, хотя некоторые виды мхов поселяются в крупных городах, на территориях промышленных предприятий, у автомобильных дорог и пр.

Хозяйственное значение мхов для человека невелико. Домашними животными они практически не поедаются. С давних пор хорошо известны антисептические свойства сфагновых мхов (сфагнума), которые обладают еще и значительной гигроскопичностью. Все это позволяло применять эти растения как перевязочный материал. Велика роль мхов как торфообразователей. Торф же применяют в качестве топлива, для изготовления теплоизолирующих материалов, и т. д.

Омоховение земель вызывает их переувлажнение и как следствие этого — заболачивание. Вместе с тем наличие мохового покрова является одним из основных стабилизирующих факторов в условиях вечной мерзлоты.

Гаметофиты моховидных — это, как правило, низкорослые растения, редко достигающие несколько десятков сантиметров в длину (как, например, водные мхи). Все структуры, развивающиеся на гаметофите, у моховидных являются аналогичными (но не гомологичными) соответствующим структурам других высших растений, в жизненном цикле которых преобладает спорофитная стадия.

У моховидных нет настоящих корней, а их функции выполняют ризоиды. Что касается других вегетативных органов, то настоящие стебли и листья, характерные для спорофита остальных высших растений, у моховидных также отсутствуют. Однако на их гаметофите развиваются листовидные и стеблевидные структуры, которые еще иначе называют *филлидиями* и *кауллидиями* соответственно.

Анатомическая организация мхов также проста. Обитание в относительно постоянных условиях (благодаря своей низкорослости они поселяются в экологически наиболее стабильном припочвенном или присубстратном слое) приводит к тому, что дифференциация тканей выражена слабо. В гаметофите моховидных, достаточно условно, можно выделить ассимиляционную, механическую, покровную и проводящую ткани, и то только у наиболее эволюционно продвинутых групп. Настоящих устьиц нет — вместо них имеются поры, лишенные замыкающих клеток.

Гаметангии, или органы полового размножения моховидных, имеют весьма сложное строение. Мужские органы полового размножения — антеридии — представляют собой однослойные мешочкоподобные образования на ножке, заполненные сперматозоидными клетками. Из каждой сперматозоидной клетки образуется двужгутиковый сперматозоид. Архегонии — женские половые органы, бутылеобразные структуры, состоящие из брюшка, в котором помещается яйцеклетка, шейки и ножки. Как архегонии, так и антеридии могут быть либо непосредственно погружены в ткань гаметофита, либо возвышаться над ним на особых подставках.

Среди моховидных можно встретить как однодомные, так и двудомные виды. У однодомных и архегонии,

и антеридии развиваются на одном и том же растении, у двудомных же — на разных, и в связи с этим выделяют мужские и женские особи.

Спорофит, или бесполой стадия жизненного цикла, имеет более простое строение, чем у других групп высших растений. Он не способен укореняться и располагается на гаметофите. Спорофит моховидных называют иначе — *спорогоном*. Он, как правило, состоит из 3 элементов (рис. 7.17):

- ♦ коробочки (или спорангия), в которой развиваются споры;
- ♦ ножки (или спорофора), на которой располагается коробочка;
- ♦ стопы, обеспечивающей физиологическую связь с гаметофитом; именно стопа погружена в ткань гаметофита и окружена чехлом из лабиринтных клеток, обладающих способностью накапливать воду.

Разрастаясь, архегоний может покрывать коробочку и образовывать колпачок, или калиптру. У листосте-

СТРОЕНИЕ СПОРОГОНА ЛИСТОСТЕБЕЛЬНОГО МХА



Рис. 7.17

бельных мхов коробочка имеет крышечку, или оперкулум, а отверстие коробочки окружают зубцы, или перистом, что является приспособлением для вскрытия и рассеивания спор.

На спорогоне моховидных имеются настоящие устьица с замыкающими клетками. Внутренняя организация спорофита относительно проста. На поперечном срезе можно выделить эпидерму, паренхимную ткань и проводящий тяж, состоящий из гидроидов — мертвых клеток, лишенных протопласта (их функция — транспорт воды и минеральных веществ), и лептоидов — живых клеток, окружающих гидроиды (выполняют функцию транспорта продуктов ассимиляции). Аналогичные образования имеются и в гаметофите (см. выше).

Как уже говорилось, мужские и женские гаметы развиваются в гаметангиях — органах полового размножения (антеридиях и архегониях), формируясь на гаметофите.

Для того чтобы сперматозоид достиг яйцеклетки и произошло оплодотворение, совершенно необходима вода, собственно, по этой причине моховидные и поселяются в основном во влажных местообитаниях.

Попав в водную среду, двужгутиковый сперматозоид перемещается к архегонию и попадает на его шейку. По мере созревания архегония шейковые канальцевые клетки разрушаются и образуется канал, по которому сперматозоид проникает в брюшко, где происходит оплодотворение яйцеклетки и образование зиготы. После этого зигота делится, и внутри архегония развивается зародыш, который как и зигота является диплоидным образованием, в противоположность гаметам, гаметангиям и всем структурам гаметофита, которые являются гаплоидными. Затем зародыш растет, дифференцируется и в конце концов образуется спорогон, имеющий типичное для той или иной группы моховидных строение.

На ранних стадиях развития спорогон полностью зависит от гаметофита и получает от него необходимые питательные вещества. После этого наступает период, когда спорогон приобретает способность фотосинтезировать и становится относительно независимым от гаметофита. И, наконец, на заключительном этапе онтогенеза

спорогона, к моменту созревания спор, он теряет фотосинтезирующую активность и становится вновь зависимым от гаметофита. Внутреннее содержание коробочки созревающего спорогона представлено спорогенной тканью — археспорием.

Первично клетки археспория диплоидны, но по мере созревания каждая клетка подвергается мейотическому редукционному делению и дает начало 4 гаплоидным клеткам спор.

Кроме спор, в спорангиях печеночных мхов формируются особые клетки — элатеры (пружинки), функция которых — разрыхление споровой массы и выброс спор из спорангия (рис. 7.18). Так или иначе, высвободивши-

РАЗВИТИЕ СПОР И ЭЛАТЕРОВ У МХОВ

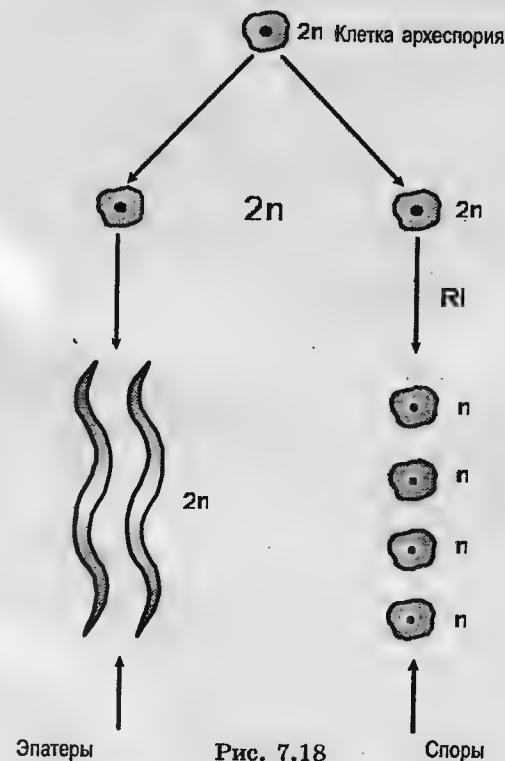


Рис. 7.18

еся споры, попав в благоприятные условия на подходящий субстрат, прорастают. При прорастании спор образуется *протонема* — юношеская стадия в развитии гаметофита, морфологически отличная от «взрослого» растения. Протонема может быть либо пластинчатой, либо нитчатой, похожей на нить зеленых водорослей, и обладает способностью к активному фотосинтезу. По мере дальнейшего развития формируются зрелые гаметофиты, на которых развиваются гаметангии, и цикл таким образом замыкается (рис. 7.19).

Отдел моховидных делится по современным представлениям на 3 класса: антоцеротовые, печеночные и бриевые (или листостебельные) мхи.

Антоцеротовые мхи. В настоящее время насчитывается около 300 видов. Распространены они, главным образом, в тропических и умеренно теплых странах, предпочитая влажные затененные места. Гаметофит антоцеротовых представлен слоевищем, состоящим из однородных клеток и сплюснутым в спино-брюшном (дорзо-вентральном) направлении. Каждая клетка слоевища содержит один крупный хлоропласт водорослевого типа —



Рис. 7.19

хроматофор. На нижней стороне слоевища имеются полости (вмятины), заполненные слизью. В этой слизи обычно обитают симбионты — синезеленые водоросли.

Гаметангии развиваются в ткани слоевища. Основной отличительной особенностью этой группы является то, что у основания спорогона располагается слой меристематической ткани, благодаря чему он может расти на протяжении всего своего существования от основания вверх. Представители: антоцерос гладкий, нототилас округлый и др.

Печеночные мхи насчитывают около 8500 видов из 280 родов. Гаметофит представлен слоевищем, которое может дихотомически, т. е. вильчато, ветвиться, хотя имеются и облиственные печеночники. На нижней стороне слоевища находятся одноклеточные ризоиды, а также полости, аналогичные полостям антоцеротовых мхов, но заполненные воздухом, так называемые воздушные камеры. На талломе, кроме того, образуются выводковые почки, или геммы, в особых выводковых корзинках. Из таких почек могут развиваться новые гаметофиты, генетически идентичные материнскому растению, таким образом, это один из способов бесполого размножения.

Органы полового размножения (гаметангии) располагаются в тканях особых подставок (гаметофоров), поднимающихся над поверхностью слоевища на ножках. Гаметофиты многих печеночных мхов (например, маршанции) — однополы: либо женские, либо мужские.

Спорофит состоит из 3 частей: спорангия, ножки и стопы. Коробочка (спорангий) просто растрескивается на ряд лепестковидных сегментов. В споровой массе располагаются одноклеточные элатеры, обладающие большой гигроскопичностью и способностью скручиваться и раскручиваться. Протонема у печеночных слабо развита. К печеночным мхам относятся представители родов маршанция, риччия и др.

Листостебельные мхи — самая большая группа моховидных, насчитывающая около 14 500 (до 18 тыс.) видов из более чем 700 родов.

Гаметофит представлен стеблевидным образовани-

ем — каулидием, который может обладать либо вертикальным ростом, либо лежать. На каулидии располагаются филлидии — листовидные сидячие, поперечно прикрепленные образования, состоящие из одного слоя клеток. Внутренняя организация имеет выраженные элементы тканевой дифференцировки.

Ризоиды — многоклеточные, что отличает эту группу от печеночников. Органы полового размножения — архегонии и антеридии — располагаются либо на верхушке основного «побега» — каулидия, либо (если он ветвится) — на концах боковых веточек. Причем гаметангии, как правило, собраны в группы, окруженные специализированными покровными «листьями» — филлидиями.

Спорофит относительно сложно устроен: стенка спорангия — многослойная, на начальных этапах онтогенеза — фотосинтезирует, имеет настоящие устья, на поперечном срезе ножки выражены проводящие ткани. Внутри спорангия располагается колонка, представленная бесплодной (стерильной) тканью. Спорангий дифференцируется на собственно коробочку и крышечку, кроме того, развит перистом (см. выше).

Элатеры у листостебельных мхов не образуются. Протонема, как правило, сложно устроена, может быть либо нитчатой, либо пластинчатой.

Сравнительная характеристика классов моховидных приведена в таблице 7.1 (С. 301).

В системе листостебельных мхов выделяют 3 подкласса: андреевые, сфагновые и собственно настоящие (или бриевые) мхи. Представители: р.р. сфагнум (эти мхи являются важнейшими торфообразователями), кукушкин лен, бриум, мниум и др.

7.4.10. Отдел плауновидные

Плауны — это многолетние вечнозеленые наземные или эпифитные растения, встречаются также и водные формы. Современные виды — травянистые растения. Распространены достаточно широко и встречаются от

тропиков до арктических пустынь и от равнин до границы снегов в горах. Поселяются, как и моховидные, главным образом во влажных местообитаниях: по берегам водоемов, во влажных лесах, на лугах, по окраинам болот и т. д.

Некоторые плауновидные (как, например, относящиеся к роду полупшник) являются водными растениями. Во влажных тропических лесах отдельные виды поселяются на стволах и ветвях деревьев и являются, таким образом, эпифитами. Другие обитают в каменистых пустынях, при этом засушливый период растения переносят в состоянии *криптобиоза* (криптос — скрытый и био — жизнь), когда интенсивность жизнедеятельности, вследствие частичного высыхания цитоплазмы, сильно уменьшается.

Многие из этих растений ядовиты, из-за чего и не поедаются позвоночными животными. Часть видов используют в медицине и ветеринарии как лекарственные средства.

В жизненном цикле плауновидных, как и у всех последующих групп высших растений (см. ниже), преобладает спорофитная стадия, гаметофит же в той или иной степени редуцирован. Вегетативное тело плаунов представлено спорофитом, который может достигать значительных размеров. Так, например, высота ствола папоротников, ныне вымерших, древовидных плаунов (например, лепидодендрон) могла достигать 30 м.

Увеличение размеров тела этой группы и всех последующих групп высших растений, по сравнению с моховидными, объясняется тем, что спорофит, благодаря своей диплоидности, обладает большим во всех отношениях генетическим потенциалом, чем гаплоидный гаметофит.

Для этих растений характерно, что дихотомически ветвящийся побег дифференцируется на надземную и подземную части. Причем подземная часть представлена корневищем с чешуевидными листьями и придаточными корнями (рис. 7.21).

Корни у плаунов — придаточные, лишенные корневых волосков. Важнейшей отличительной особеннос-

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ ПЛАУНА (из Кернера, 1906)



Рис. 7.20

тью плауновидных является наличие особых листьев, так называемых микрофиллов, имеющих небольшие размеры, простую форму и всегда только одну жилку и возникающих как простые выросты побега. Такие листья могут располагаться либо спирально, либо супротивно, или мутовчато.

Спорангии располагаются на ножках на поверхности особых «плодущих» (фертильных) листьев, называемых спорофиллами. Спорофиллы могут располагаться либо среди обычных (стерильных) листьев и морфологически мало отличаться от них, либо бывают собраны в особые структуры на надземных побегах, так называемые *стробилы* — ограниченные в росте спороносные побеги.

Гаметофиты значительно упрощены и представляют собой либо фотосинтезирующие зеленые лопастные, либо бесцветные нефотосинтезирующие (сапротрофные),

вступающие в симбиотические отношения с грибом образования. Архегонии и антеридии типичного строения могут развиваться и на одном и том же гаметофите, и на разных.

Среди плауновидных встречаются как равноспоровые, так и разноспоровые группы. О сущности и эволюционном значении разноспоровости говорилось в разделе «Общая характеристика высших растений» (см. выше).

Рассмотрим жизненный цикл типичного равноспорового плауна (например, *Lycopodium*) (рис. 7.21). Внутреннее содержимое спорангиев, располагающихся на спорофиллах (которые, в свою очередь, собраны в стробилы), на начальных этапах процесса формирования спор (спорогенеза) заполнено спорогенной диплоидной тканью ($2n$). Затем клетки спорогенной ткани подвергаются мейотическому делению, в результате чего образуются гаплоидные споры (n). После того как стенка спорангия разрывается, споры высыпаются и, попав в благоприят-

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РАВНОСПОРОВОГО ПЛАУНА

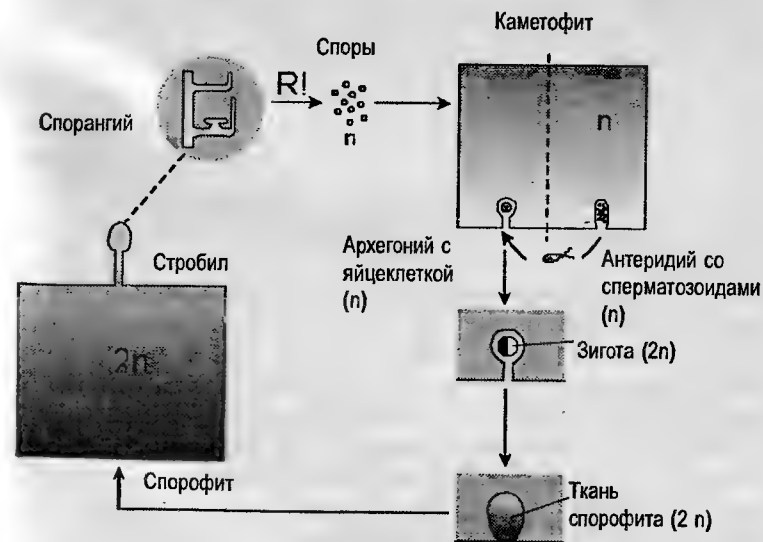


Рис. 7.21

ные условия на подходящий субстрат, прорастают. Формируется гаметофит (заросток) с ризоидами, на верхней поверхности которого располагаются архегонии и антеридии.

Для того чтобы двужгутиковый сперматозоид попал из антеридия на архегоний, необходимо присутствие воды. Оказавшись на шейке архегония, сперматозоид по образовавшемуся каналцу перемещается в брюшко, где расположена яйцеклетка. Происходит оплодотворение и образуется зигота. Из нее формируется зародыш спорофита, который растет и постепенно превращается во взрослое растение со спорангиями. Цикл замыкается. Жизненный цикл разноспоровых (например, *Selaginella*, *Isoetes*) отличается тем, что для них характерно наличие двух типов спор: микро- и мегаспор, которые образуются соответственно в микро- и мегаспорангиях.

При прорастании микроспор развивается микрогаметофит (мужской гаметофит) с антеридиями, а при прорастании мегаспор — мегагаметофит (женский гаметофит) с архегониями. Причем гаметофиты развиваются под оболочками спор, т. е. внутри споры. После образования сперматозоидов стенка микроспоры разрывается и они высвобождаются наружу. Зрелый мегагаметофит обычно также разрывает стенку мегаспоры, и архегонии выступают из оболочки. В остальном жизненный цикл разноспоровых плаунов напоминает таковой у равноспоровых.

Отдел плауновидных, объединяющий около тысячи видов из 4 родов, включает в себя 2 класса: плауновые и полушниковые. Для плауновых характерна равноспоровость, отсутствие аэренхимной ткани, так как среди них нет водных растений, а кроме того, придаточные корни у них располагаются на корневищах. Представители: плаун баранец, плаун булавовидный.

Полушниковые характеризуются разноспоровостью, наличием аэренхимной ткани или крупных воздухоносных полостей, а придаточные корни располагаются на корневище по спирали. Представители: селягинелла сибирская, полушник озерный.

7.4.11. Отдел хвощевидные

Ныне живущие хвощевидные — это многолетние травянистые растения. Древние хвощевидные (как, например, каламиты, известные из карбоновых отложений) представляли собой древовидные, до 20 м высотой, формы. Распространены хвощевидные главным образом в странах с холодным либо умеренным климатом, и только некоторые виды можно встретить в тропиках. Как и плауны, хвощи поселяются в увлажненных местах: на лугах, по берегам водоемов, на лесных опушках, пожарах, в местах выхода подземных вод и т. д.

Хвощи плохо поедаются скотом из-за их жесткости, обусловленной хорошо развитой механической тканью, стенки клеток которой инкрустированы кремнеземом. Некоторые виды хвощей являются ядовитыми для человека и домашних животных; имеют значение как лекарственные растения, а также используются в технических целях.

Спорофит хвощевидных представлен стеблем, имеющим весьма совершенную внутреннюю организацию. Помимо трахеид, ксилема хвощей содержит также и сосуды. Флоэма образована ситовидными элементами. Побег хвощевидных имеет явно членистое строение и дифференцирован на надземную и подземную части (рис. 7.22).

Весьма просто устроенные листья располагаются мутовками в узлах побегов. Из-за того, что листья имеют небольшие размеры, основную фотосинтетическую активность проявляет побег, поэтому он и окрашен в зеленый цвет.

Отличительной особенностью хвощей является то, что спорангии располагаются группами (по 5—10) на особых несущих спорангии структурах — спорангиофорах, являющихся видоизмененными спорофиллами. Эти структуры могут располагаться либо непосредственно на побеге, среди обычных (вегетативных) листьев, либо сосредоточиваются на концах осей побегов и образуют стробилы (рис. 7.22). Генеративные побеги содержат меньше хлорофилла и появляются раньше (в начале весны), чем вегетативные.

СТРОЕНИЕ ХВОЩЕВИДНЫХ (из Кернера, 1906)



Рис. 7.22

Гаметофиты хвощей (или заростки) представлены небольшими (несколько миллиметров) зелеными, свободноживущими растениями, развивающимися непродолжительное время на влажном субстрате (рис. 7.22). На гаметофитах находятся архегонии и антеридии.

Хвощевидные — это равноспоровые растения. Внутреннее содержимое спорангиев, расположенных на спорангиофорах, заполнено спорогенной диплоидной тканью. При формировании спор ее клетки мейотически делятся, в результате чего из каждой клетки развивается 4 гаплоидных споры. От наружного слоя оболочки спор отходят элатеры, во влажном состоянии свернутые спирально. При созревании спорангиев и находящаяся в нем споровая масса подсыхают, его стенка растрескивается, элатеры раскручиваются и споры «выпрыгивают» из спорангия.

Попав в благоприятные условия, спора прорастает; формируется гаметофит с ризоидами, несущий на своей поверхности гаметангии — архегонии и антеридии. Обычно архегонии развиваются несколько раньше антеридиев, что, несомненно, увеличивает вероятность перекрестного оплодотворения. Многожгутиковый сперматозоид весьма сложного строения, в водной среде перемещается к архегонии, проникает в брюшко, где и происходит процесс оплодотворения. Из зиготы, в результате ее деления, образуется зародыш, из которого по мере дифференциации развивается зрелый спорофит, несущий спорангии. Цикл таким образом замыкается (рис. 7.23).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ХВОЩЕЙ

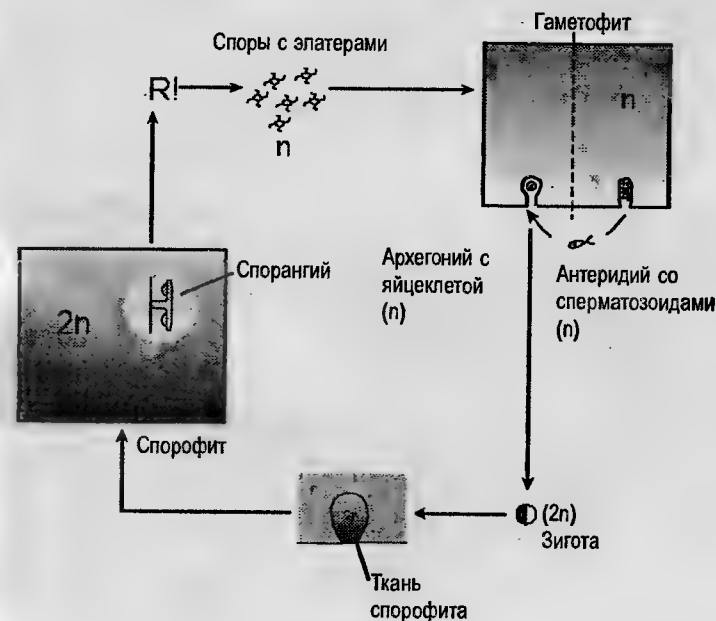


Рис. 7.23

Отдел хвощевидные, насчитывающий около 20 видов, принадлежащих к одному роду, — хвощ (включает единственный из ныне живущих класс — хвощевые с единственным порядком хвощевые и семейством — хво-

щевые). Представители: хвощ полевой, хвощ луговой, хвощ ветвистый.

7.4.12. Отдел папоротниковидные

К этому отделу принадлежит около 10—15 тыс. видов, относящихся к 300 родам. Папоротники встречаются в самых разнообразных климатических зонах. Значительного разнообразия представители этого отдела достигают во влажных местообитаниях. Особенно в дождевых тропических лесах. Имеется также ряд водных форм (сальвиния (рис. 7.24), азолла). Папоротниковидные большей частью представлены многолетними травянистыми растениями. Есть среди них и древовидные формы — так называемые древовидные папоротники, достигающие 25 м в высоту.

ПЛАВАЮЩИЙ ВОДНЫЙ ПАПОРОТНИК САЛЬВИНИЯ (из Кернера, 1906)



Рис. 7.24

В тропиках обитают папоротники-лианы, поднимающиеся по стволам деревьев на значительную высоту. Там же нередко встречаются папоротники-эпифиты (аспленium—птичье гнездо, платицериум оленирогий. В ле-

сах умеренных широт произрастают травянистые папоротники, поселяющиеся в увлажненных местах: в низинах, по берегам рек и ручьев. Иногда их можно встретить в довольно темных лесах (например, буковых), где практически отсутствует другая травянистая растительность. Молодые листья некоторых папоротников употребляются в пищу. Встречаются и ядовитые виды.

Спорофит папоротников можно четко разделить на корень, стебель и лист. Корни папоротниковидных всегда придаточные, как и в случае плаунов и хвощей (т. е. развиваются на видоизмененных подземных побегах — корневищах), покрыты корневыми волосками. Стебли могут быть хорошо развиты, как, например, стволы у древовидных форм; у травянистых папоротников побеги могут иметь самую различную форму и выполнять в зависимости от этого разнообразные функции; например, ползучее корневище, клубневидные побеги, накапливающие большие запасы питательных веществ, и т. д. Часто побег бывает покрыт различными волосками и чешуйками.

Для листьев папоротников характерны следующие признаки: сложная форма, длительный рост, сложная система жилкования. Они могут быть как цельными, так и перистыми. Типичный цельный лист можно дифференцировать на черешок и листовую пластинку. У подавляющего большинства папоротников листья (так называемые *вайи*) перистые. Они имеют черешок, посредством которого лист прикрепляется к стеблю, этот черешок может продолжаться в рахис — ось листа, на которой располагаются перья. Рахис соответствует центральной жилке цельного листа. Перья, в свою очередь, также могут быть либо цельными, либо разделяются на отдельные сегменты. У основания мегафиллов могут располагаться прилистники, а черешок иногда бывает покрыт особыми волосками — выростами черешка.

Молодые листья почти у всех папоротников бывают улиткообразно свернуты, это объясняется тем, что верхняя поверхность листа растет несколько медленнее нижней, таким образом, наблюдается закручивание на начальных этапах формирования листа.

На листьях папоротников развиваются спорангии, поэтому они выполняют одновременно как функцию спорофиллов (листьев несущих органы спороношения), так и функцию трофофиллов (фотосинтезирующих листьев).

Спорангии располагаются на нижней поверхности листьев и не бывают собраны в стробилы. Чаще всего, спорангии располагаются не одиночно, а группами или кучками. Такие кучки спорангиев (сорусы) бывают покрыты общим покрывальцем — индузием, представляющим собой вырост ткани листа. Иногда спорангии срастаются друг с другом, образуя синангии. Благодаря наличию в стенках спорангиев кольца — слоя клеток с неравномерно утолщенными стенками, они обладают специальным механизмом вскрытия. Разрыв спорангия происходит (в результате сжатия кольца) в наиболее тонком месте, называемом стомием.

Гаметофит, называемый также заростком, у подавляющего большинства разноспоровых папоротников зеленый — автотрофный. Он прикрепляется к субстрату посредством ризоидов. Кроме того, на нижней поверхности заростка располагаются гаметангии — архегонии и антеридии. Это имеет важное приспособительное значение, так как необходимая для оплодотворения вода обычно скапливается в зазоре между поверхностью почвы и телом гаметофита. Заросток чаще имеет билатеральную симметрию и сердцевидную форму. Гаметангии имеют обычное для высших растений строение и созревают одновременно, что повышает вероятность перекрестного оплодотворения.

Подавляющее большинство папоротниковидных — равноспоровые растения (за исключением водных папоротников сальвиниевых и марсилиевых). Рассмотрим типичный жизненный цикл равноспорового папоротника.

Внутреннее содержимое спорангия заполнено спорогенной тканью первично диплоидной ($2n$). В результате редукционного (мейотического) деления клеток этой ткани образуются гаплоидные споры (n), высвобождаясь из спорангия описанным выше способом.

Попав в благоприятные условия, спора прорастает,

ет, формируется сердцевидный заросток, на нижней стороне которого находятся архегонии и антеридии. В антеридиях из первичной спорогенной ткани образуются лентовидные многожгутиковые сперматозоиды, которые, попав в водную среду, устремляются к архегонии и проникают в его брюшко, где происходит оплодотворение яйцеклетки и образование зиготы. В результате деления зиготы развивается зародыш спорофита, а затем, по мере его дифференциации и роста, образуется взрослое растение, несущее на своих листьях спорангии. Жизненный цикл, таким образом, замыкается (рис. 7.25).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ПАПОРОТНИКОВ

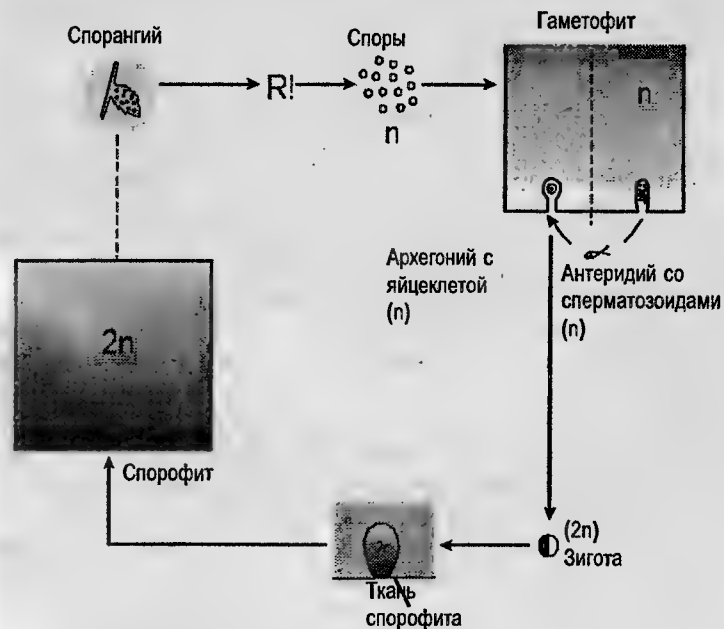


Рис. 7.25

Отдел папоротниковидные делится на следующие классы: уховниковые, мараттиопсиды и многоножковые.

Класс уховниковые состоит из многолетних равноспоровых растений, с короткими корневищами и листьями, разделяющимися на 2 функционально неодинаковые части, — вегетативную и спороносную. Механические ткани в теле этих растений отсутствуют. Представители: уховник, гроздовник.

Класс мараттиопсиды включает в себя равноспоровые растения. Их мясистые стебли имеют слизевые ходы. Корни со своеобразными многоклеточными корневыми волосками. У основания листьев имеются массивные прилистники. Спорангии крупные, толстостенные. Представители: мараттия, данея.

Класс многоножковые — наиболее многочисленная группа современных папоротников. Среди них встречаются и разноспоровые (марсилиевые и сальвиниевые) растения. Спорангии с тонкими однослойными стенками собраны в сорусы. Имеется совершенный механизм для вскрытия — кольцо. Представители: многоножка, адiantум (венерин волос), орляк, платицерум (олений рог), сальвиния, марсилия.

7.4.13. Отдел голосеменные

В настоящее время насчитывается около 700 видов растений, принадлежащих к этому отделу. Они широко распространены по поверхности суши и встречаются во всех климатических зонах от тропиков до лесотундры. В Евразии и Северной Америке огромные пространства занимают таежные леса, образованные практически исключительно голосеменными (лесообразующими породами в них являются лиственницы, ели, пихты, сосны, тсуги и псевдотсуги). В субтропических и тропических странах произрастают в основном саговники и гнетовые. Хвойные там представлены небольшим числом видов, например, сосна Монтесумы в Мексике или ливанский кедр на Ближнем Востоке.

Голосеменные предпочитают местообитания с относительно прохладным или холодным климатом и достаточным количеством влаги. Однако есть виды, встреча-

ющиеся в засушливых и жарких странах, например, типично пустынное растение вельвичия удивительная из южной Африки. В степях юга России и Украины на сухих склонах среди степных злаков и разнотравья можно встретить эфедрю — небольшой кустарник, являющийся ксерофитом (т. е. обитателем сухих мест).

Таким образом, голосеменные — довольно распространенная группа растений, представленная небольшим количеством видов. Среди них много реликтовых видов, которые были широко представлены в предыдущие геологические эпохи, а теперь встречаются на очень ограниченной территории. К таковым можно отнести единственный ныне живущий вид гинкговых — гинкго двуплодной, произрастающий в Восточном Китае; мамонтово дерево, которое можно встретить только в горах штата Калифорния (США); представители родов секвойя, метасеквойя и др.

Все без исключения голосеменные — древесные (деревья или кустарники), как правило, долгоживущие растения. Среди них встречаются стелющиеся (шпалерные) формы — можжевельник, кедровый стланник; лианы — род гнетум; огромные, до 135 м высотой деревья — мамонтово дерево, но совсем нет трав.

Являясь основными лесообразующими породами в северных странах, голосеменные представляют собой важнейшие компоненты экосистем.

Голосеменные имеют огромное значение для человека. Они являются основным источником высококачественной древесины и продуктов ее переработки. Из смолы хвойных получают скипидар, канифоль, лаки. Зеленую хвою издавна используют как лекарственное сырье. Семена сибирской сосны («кедровые орехи») — ценный пищевой продукт, из которого получают масло.

Строение вегетативного тела голосеменных, представленного спорофитом, очень разнообразно. Как уже отмечалось выше, голосеменные — древесные растения. В большинстве случаев стебель хорошо развит и одревесневает. Ксилема состоит в основном из трахеид, и только у гнетовых имеются сосуды, что отличает их от всех других голосеменных. Для представителей отдела харак-

терным является наличие в древесине и коре каналов, заполненных смолой, хотя у некоторых (например, гинкго) смола не образуется вовсе. Стебель (или ствол) ветвится моноподиально, т. е. верхушечный побег сохраняется, при этом растение имеет правильную, часто конусовидную форму (ель, пихта). Однако у саговников стебель не ветвится вовсе и имеет колоновидную форму, а на верхушке несет розетку листьев. В этом отношении саговники напоминают пальмы, относящиеся к покрытосеменным растениям.

Листья голосеменных представлены мегафиллами и могут иметь самую разнообразную форму: у саговников они перистые, напоминают вайи пальм; у представителей рода гнетум — цельные с развитой пластинкой и черешком, сложной системой жилкования, напоdobие листьев двудольных покрытосеменных; у вельвичии в течение всей жизни сохраняются лишь два лентовидных листа, достигающих в длину нескольких метров; у эфедры листья чешуевидные; у гинкго — веерообразные, двлопастные, дифференцированные на пластинку и черешок; а у хвойных листья чаще всего игольчатые (хвоя), сохраняющиеся в течение нескольких лет (у некоторых сосен до 45 лет), у лиственниц же хвоя ежегодно опадает. У хвойных и гинкго на длинных ветвях, растущих на протяжении всего своего существования (ауксибластах), располагаются быстро подсыхающие нефотосинтезирующие чешуевидные листья, в пазухах которых закладываются укороченные побеги (брахибласты). А уже на брахибластах образуются фотосинтезирующие листья (листья гинкго и иглы хвойных) (рис. 7.26).

В отличие от всех предшествующих групп высших растений, у голосеменных развивается главный корень, имеющий удлинненную или веретеновидную форму и способный сохраняться в течение всей жизни. От него отходят боковые корни. Напомним, что главный корень развивается из корешка зародыша. Многие голосеменные могут вступать в симбиотические взаимоотношения с грибами и азотфиксирующими бактериями, поселяющимися на корнях или в самой их ткани.

БРАХИБЛАСТЫ И АУКСИБЛАСТЫ СОСНЫ

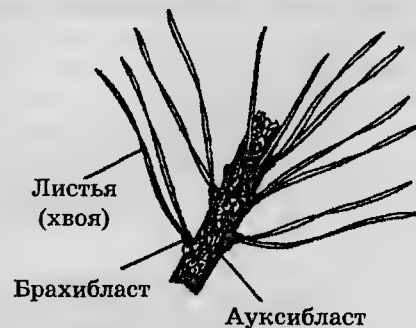


Рис. 7.26

Голосеменные, как и все семенные растения, разноспоровые. Поэтому для них характерно образование 2 типов спор в спорангиях, расположенных на спорофиллах, которые у голосеменных, как правило, собраны в стробилы. Последние представляют собой укороченные побеги, на которых спирально располагаются спорофиллы. В противоположность папоротникообразным, спорофиллы и трофофиллы (обычные фотосинтезирующие листья) в данном случае совершенно разные образования.

Микроспорофиллы, собранные в мужские стробилы (или мужские шишки), несут по два микроспорангия. Мегаспорангии, в свою очередь, развиваются на мегаспорофиллах, собранных в женские стробилы (или женские шишки) (рис. 7.27). Чешуи мужских шишек представляют собой микроспорофиллы. А в женских шишках каждая чешуя гомологична целому мужскому стробилу, а не отдельным микроспорофиллам, и является видоизмененным побегом, включающим, кроме семенной чешуи с двумя семязачатками, кроющую стерильную чешую.

Семязачатки, или семяпочки (особые образования, из которых у семенных растений развиваются семена), располагаются на поверхности семенной чешуи открыто (отсюда и название — голосеменные), в отличие от покрытосеменных растений, у которых семяпочки расположены в полости завязи. Каждый семязачаток состоит

ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ СОСНЫ (из Кернера, 1906)



Рис. 7.27

из нуцеллуса, покрова (интегумента) и семяножки (фуникулуса), посредством которой он прикрепляется к поверхности мегаспорофилла.

В интегументе имеется небольшое отверстие, через которое пыльцевая трубка при прорастании пыльцевого зерна внедряется внутрь семязачатка. Это отверстие называется микропиле. Нуцеллус представляет собой мегаспорангий, интегумент и фуникулус — стерильные образования, происхождение которых до сих пор не выяс-

нено. Предполагают, что семязачаток развился из сорусоподобной группировки спорангиев у какой-то предковой группы папоротниковидных. В результате срастания и стерилизации спорангиев, располагающихся на периферии, возникли интегументы, центральные же спорангии сохранили способность к производству спор и дали начало нуцеллусу.

Мужской гаметофит сильно упрощен и формируется внутри споры, которая в процессе образования мужских половых клеток (гамет) превращается в пыльцевое зерно. Следует иметь в виду, что образования антеридиев не происходит. Зрелые пыльцевые зерна, содержащие мужской гаметофит, переносятся из микроспорангия на семязачаток. Этот процесс называется *опылением*.

Женский гаметофит также значительно упрощен. Он никогда не покидает пределов семязачатка и заключен в мегаспору, как и у большинства разноспоровых растений. На верхушке мегагаметофита (женского гаметофита) развиваются архегонии с яйцеклетками. У гнезовых архегониев нет и их женский гаметофит напоминает по строению гаметофит цветковых растений.

Семя голосеменных имеет ряд характерных для данной группы черт строения. Оно состоит из семенной кожуры, зародыша и питательной ткани, которая, в отличие от цветковых растений, гаплоидна. Питательная ткань голосеменных и цветковых растений имеет разное происхождение в процессе онтогенеза.

Голосеменные были первыми истинно сухопутными растениями, способными проникать во внутренние районы континентов и заселять относительно засушливые области с выраженным континентальным климатом. Это объясняется особенностями их биологии, и прежде всего тем, что отсутствие воды в среде вовсе не является для них лимитирующим фактором, препятствующим нормальному протеканию процессов оплодотворения. Для всех же предыдущих групп высших растений присутствие воды во время полового размножения — совершенно необходимое условие, поскольку именно в ней подвижные сперматозоиды перемещаются по направлению к архегонии.

Жизненный цикл голосеменных рассмотрим на примере наиболее известной и распространенной группы — класса хвойные (рис. 7.28).

На одном и том же дереве развиваются как мужские; так и женские стробилы (шишки). У голосеменных практически не известны обоеполые стробилы. В микроспорангиях на начальных этапах спорогенеза (образования спор) находится большое количество материнских клеток-микроспор ($2n$). Мейотическое деление материнской клетки приводит к образованию 4 гаплоидных клеток микроспор, каждая из которых в дальнейшем покрывается споровой оболочкой. В результате формируются пыльцевые зерна с воздушными мешками, содержащие мужской гаметофит, состоящий из 4 клеток: 2 проталлиальных, генеративной и клетки трубки. Пос-

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ГОЛОСЕМЕННЫХ (на примере сосны обыкновенной)

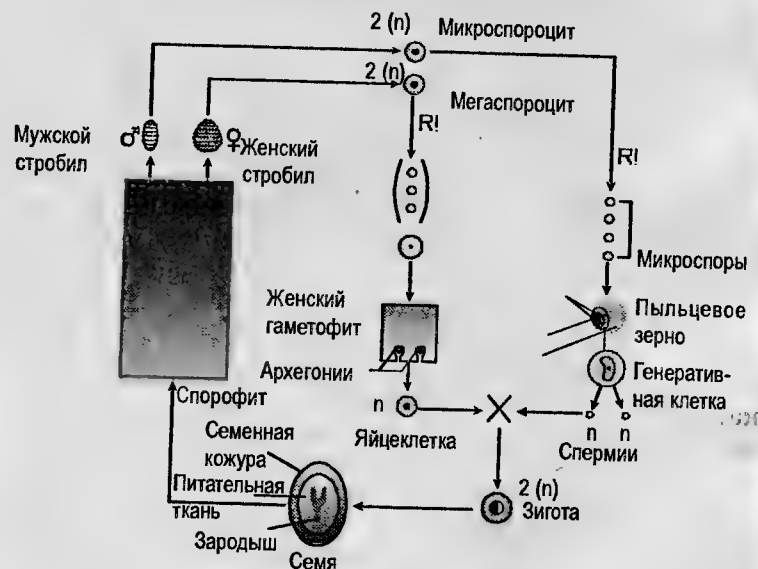


Рис. 7.28

ле разрыва стенки микроспорангия происходит рассеивание огромного количества пыльцевых зерен и перенос их с помощью ветра к женским шишкам.

Мегаспорангий у семенных растений несколько видоизменен и называется нуцеллусом, сверху он покрыт интегументом. В нуцеллусе имеется всего лишь 1 материнская клетка мегаспоры. В результате ее редукционного (мейотического) деления образуются 4 гаплоидных клетки мегаспор, 3 из которых редуцируются. Оставшаяся мегаспора никогда не покидает пределов мегаспорангия (нуцеллуса) и дает начало значительно упрощенному мегагаметофиту, на котором развиваются архегонии (чаще всего 2), содержащие яйцеклетки. Таким образом, хвойные, как и большинство голосеменных (исключение составляют роды гнетум, вельвичия, эфедра), — архегонийные растения, в отличие от цветковых.

Попав на семязачаток, пыльцевое зерно приклеивается к капельке смолистой жидкости, выделяемой семязачатком в области микропиле. По мере испарения микропиллярной жидкости объем капли уменьшается и зерно втягивается внутрь семязачатка, попадая на нуцеллус. Соприкосновение поверхности пыльцевого зерна и нуцеллуса стимулирует развитие еще несформированного женского гаметофита. Поскольку процесс прорастания мегаспоры и мегагаметогенез занимает много времени, между опылением и собственно оплодотворением проходит несколько месяцев, а иногда и лет. Вскоре после соприкосновения с нуцеллусом пыльцевое зерно прорастает. Из клетки трубки образуется пыльцевая трубка, проникающая внутрь нуцеллуса. Генеративная клетка, делясь, образует два спермия, лишенных жгутиков, которые по пыльцевой трубке проникают в нуцеллус, двигаясь к архегониям. После попадания в брюшко последних спермии оплодотворяют находящиеся там яйцеклетки, формируя зиготы. Несмотря на то, что оплодотворение происходит сразу в нескольких архегониях в пределах одного и того же мегагаметофита, функциональным остается только 1, с одной-единственной зиготой. Из нее и развивается зародыш семени.

Семя представляет собой результат перестройки всего семязачатка после оплодотворения и имеет сложную организацию. Оно состоит из семенной кожуры, зародыша и запаса питательных веществ, необходимых для его развития и прорастания. Зародыш ($2n$) формируется в результате деления образовавшейся зиготы. Интегумент, разрастаясь, дает начало диплоидной семенной кожуре, выполняющей главным образом защитные функции.

Питательная ткань формируется из тела мегагаметофита и поэтому гаплоидна (в отличие от триплоидного эндосперма покрытосеменных). Попадая в благоприятные условия, зрелое семя прорастает, образуя сначала проросток, а потом молодое растение. Через какой-то (иногда очень длительный) промежуток времени растение вступает в генеративную фазу, на нем образуются мужские и женские стробилы, и цикл замыкается. Жизненные циклы гнетовых, гинкговых, саговниковых и некоторых вымерших групп, хотя и имеют некоторые особенности, в общих чертах напоминают вышеизложенный.

Отдел голосеменные разделяется на 4 класса: саговниковые, гнетовые, гинкговые и хвойные.

Класс саговниковые — одна из наиболее древних групп голосеменных, распространенная в настоящее время, довольно широко в тропических областях Земли. Это розеткообразующие деревья, имеющие пальмовидный облик, с весьма крупными листьями — вайями, колонновидным стволом, имеющим развитую сердцевину и кору. Мужские и женские стробилы крупные, развиваются в центре листовой розетки. Сперматозоиды у саговников подвижны, благодаря наличию множества жгутиков. Представители — роды бовения, цикас (саговник) и др.

Класс гнетовые — совершенно особая группа голосеменных, имеющая много черт, сближающих ее с покрытосеменными растениями. Это отсутствие архегониев, более редуцированный женский гаметофит, формирование покрова вокруг стробилов (подобно околоцветнику покрытосеменных), наличие сосудов в ксилеме и ряд др. К гнетовым относятся гнетум, эфедра, вельвичия.

Класс гинкговые представлен единственным ныне живущим реликтовым видом — гинкго двулопастной. Это высокие деревья с хорошо развитой древесиной. Гинкго — двудомные растения. Сперматозоиды у них, как и у саговниковых, имеют большое количество жгутиков.

Класс хвойные — самая распространенная в настоящее время группа голосеменных растений. Этот класс включает в себя такие порядки, как сосновые, тиссовые, кипарисовые и др. Из наиболее известных видов можно назвать сосну обыкновенную, лиственницу сибирскую, ель колючую, пихту кавказскую, кедр ливанский.

7.4.14. Отдел цветковые

Отдел цветковые, или покрытосеменные, является самой многочисленной группой в царстве растений и насчитывает около 235—250 тыс. видов. Представители этого отдела распространены очень широко и населяют самые разнообразные местообитания: от арктических и антарктических тундр до влажных тропических лесов и саванн, от морских побережий до самой границы вечных снегов и льдов в горах. Некоторые виды этих растений освоили пресные и даже морские воды, хотя, по сравнению с наземными, количество их мало.

Покрытосеменные образуют основную массу растительного вещества биосферы и являются важнейшими производителями (продуцентами) органики на суше, точно так же, как водоросли — основные продуценты в морях и океанах. Такое широкое распространение, а также большое количество видов этих растений обусловлено рядом прогрессивных особенностей:

1. Для покрытосеменных характерен особый генеративный орган — *цветок*, имеющий сложную организацию и представляющий собой видоизмененный обоеполый стробил, гомологичный стробилам голосеменных.
2. Основной единицей расселения является семя (как и у голосеменных).
3. *Семязачатки* (в отличие от голосеменных, у которых они располагаются открыто на семенной чешуе),

защищены стенками завязи, сформированной из одного или нескольких плодолистиков (мегаспорофиллов).

4. При опылении «используются» различные животные (насекомые, птицы, летучие мыши и др.), а также потоки воздуха и воды.
5. Наблюдается максимальная *редукция гаметофитов*, при этом архегониев и антеридиев нет.
6. Процесс полового размножения сопровождается *двойным оплодотворением*, в результате которого образуется диплоидная зигота и закладывается триплоидная питательная ткань — эндосперм.
7. Имеется *плод*, что позволяет использовать различных агентов при распространении семян.
8. Хорошо сформирована *проводящая система*, у подавляющего большинства растений ксилема представлена сосудами, а не трахеидами; ситовидные элементы флоэмы снабжены клетками-спутницами.
9. Фотосинтетический аппарат устойчив к действию прямых лучей света, что позволяет заселять открытые, сильно освещенные места.
10. Наблюдается большое разнообразие жизненных форм — встречаются древесные, полудревесные виды и травы.
11. Для некоторых характерно быстрое протекание процессов развития и роста (однолетние формы).
12. В отличие от остальных групп, цветковые могут образовывать сложные многоярусные сообщества.

Таким образом, цветковые являются наиболее высокоорганизованной группой в мире растений, обладающей значительной эволюционной пластичностью, имеющей большие возможности приспособления (адаптации) к различным условиям среды.

Значение покрытосеменных в жизни человека трудно переоценить. Достаточно вспомнить, что практически все культурные растения принадлежат к этому отделу. Древесина покрытосеменных используется в промышленности, строительстве, производстве бумаги, мебели и т. д. Благодаря биохимическим и физиологическим особенностям многие цветковые растения являются сырьем

для получения лекарственных препаратов и применяют как в официальной, так и народной медицине.

Как уже говорилось, для цветковых характерно огромное многообразие жизненных форм, большее, чем в каком-либо ином отделе высших растений. Среди них есть древесные формы — деревья, кустарники и кустарнички, полудревесные — полукустарники и полукустарнички, а также травы — как малолетники (однолетники и двулетники), так и самые различные многолетники. Встречаются, кроме того, лианы, растения-подушки, стелющиеся формы. Есть растения-эпифиты, поселяющиеся на других растениях (тропические орхидные, бромелиевые), паразиты (наиболее известны — повилика, заразиха, раффлезия) и полупаразиты (омела).

Считается, что в эволюционном плане первичной формой роста у цветковых является слабоветвящееся дерево с толстыми ветвями и развитым стволом. Травы возникли из древесных форм в результате ослабления и почти полного угасания активности камбия. Среди трав, вследствие сокращения жизненного цикла, выделились малолетние формы (однолетники и двулетники). В условиях, когда продолжительность вегетационного периода сокращена из-за действий неблагоприятных факторов среды, появляются растения-эфемеры. Их жизненный цикл «от семени до семени» проходит в течение одного короткого вегетационного периода.

Тело цветкового растения подразделяется на три основных вегетативных органа — корень, стебель и лист. В некоторых случаях, например, в результате специализации, эти органы могут сильно видоизменяться или редуцироваться. Рассмотрим организацию вегетативных органов покрытосеменных более подробно.

Корень. Корешок зародыша по мере дальнейшего роста и развития преобразуется в так называемый главный корень, на котором формируются боковые корни.

У двудольных (как и у голосеменных) главный корень выражен хорошо и заметно более развит по сравнению с боковыми. Таким образом, для этих растений характерна стержневая корневая система.

У однодольных же главный корень быстро отмира-

ет, а основную массу корневой системы образуют придаточные (формирующиеся на стебле) и развивающиеся на них боковые корни. Такая корневая система, состоящая из относительно одинаковых элементов, называется мочковатой.

Развитие придаточных корней на стебле характерно для многих цветковых, их разновидностью являются воздушные корни (у монстеры, филодендрона, баньяна). Покрытосеменным свойственно образование специализированных корней и корневых систем, что можно рассматривать как явления адаптации. Так, у некоторых видов лесных тропических деревьев развиваются досковидные корни, у растений, образующих мангровые заросли, — ходульные и дыхательные корни.

Многие цветковые вступают в симбиотические отношения с грибами, образуя так называемую *микоризу* («грибокорень»). При этом растение и гриб получают взаимную выгоду от такого сожительства: гриб — необходимые органические вещества, образующиеся в результате фотосинтеза в растении, гормоны; а растение — главным образом воду и минеральные соли, поглощаемые грибом. При этом различают *эктомикоризу* — гифы гриба не проникают в клетки корня, и *эндомикоризу* — гифы гриба внедряются в клетки корня (этот тип взаимодействия в основном характерен для цветковых). Некоторые растения, например орхидные, бывают настолько тесно связаны с грибом, что в стерильных условиях в отсутствие грибного заражения существовать не могут. По этой причине долгое время не удавалось выращивать декоративные орхидеи из семян — для их прорастания обязательным условием является грибное инфицирование.

В тканях корней могут откладываться различные запасные вещества и вода. Такие корни, как правило, утолщаются и приобретают самую различную форму. Всем известные «*корнеплоды*» свеклы, сельдерея, моркови, репы и др. представляют собой комплексные образования, формирующиеся в результате срастания подсемязного колена (гипокотилия) (см. ниже) и собственно главного корня. У некоторых покрытосеменных функ-

цию запасаания питательных веществ могут выполнять придаточные корни, которые несколько утолщаются и приобретают шнуровидную форму (некоторые лилейные). На корнях могут развиваться придаточные почки, из которых вырастают надземные побеги — корневые отпрыски. Эта особенность характерна для быстро расселяющихся сорных растений.

Стебель. Стебель покрытосеменных тоже может значительно видоизменяться в зависимости от выполняемых им функций. У некоторых видов стебли служат местом накопления различных веществ. Так, у кактусов и ряда молочаев здесь происходит запасаание больших количеств воды. Стволы африканских баобабов, бутылочных и бальсовых деревьев выполняют ту же функцию.

Специализированными видоизмененными побегами являются корневища, клубни и луковицы. Корневище — это видоизмененный подземный побег, несущий чешуевидные листья и почки, на нем могут развиваться придаточные корни. Иногда корневища утолщены и выполняют функцию запасаания продуктов ассимиляции и воды. Луковица — видоизмененный побег с коротким утолщенным стеблем — донцем, от которого отходят, как правило, бесцветные мясистые листья. Основная функция клубней и луковиц — запасаание питательных веществ и влаги. Для некоторых видов характерно образование клубнелуковиц — видоизмененных побегов, внешне напоминающих луковицу, однако запасные питательные вещества сосредоточиваются в этом случае в осевом органе, покрытом сухими чешуйками листьев. Как луковицы, так и клубнелуковицы характерны исключительно для представителей класса однодольных.

Иногда стебли выполняют функцию основных фотосинтезирующих органов и даже приобретают форму листа — это так называемые *кладодии*. Как видоизменения побега можно рассматривать различные *колючки*, имеющие побеговое происхождение, а также развивающиеся в пазухах листьев *усики* винограда. В целом необходимо отметить, что у одних видов и групп покрытосеменных стебель может быть хорошо выражен и приобретать самую различную форму (дуб, виноград, бамбук), а

у других, напротив, стебель бывает недоразвит (ряска, вольфия). Основной тип ветвления у цветковых — симподиальное (перевершинивание).

Лист. На стебле располагаются листья, которые у представителей этого отдела очень разнообразны. Как правило, они бывают хорошо развиты и являются главным фотосинтезирующим органом, выполняя таким образом трофическую функцию. Благодаря наличию клеток эпидермиса, кутикулярного и, нередко, воскового слоя, прямые солнечные лучи значительно рассеиваются. Тем самым фотосинтезирующий аппарат предохраняется от разрушения. Эта особенность покрытосеменных позволила им заселять открытые, сильно освещенные пространства.

У двудольных лист обычно состоит из плоской листовой пластины и черешка (черешковые листья березы, дуба, клена, яблони). Но для некоторых видов характерны сидячие листья (клоповник пронзеннолистный, володушка круглолистная). У однодольных часто встречаются влагалищные листья, причем нередко влагалище листа покрывает все междоузлие (у злаков, осок).

Листовая пластинка у двудольных может быть цельной или значительно изрезанной. Если при этом она разделяется на отдельные части или доли, то такой лист называется сложным. Различают парно- (карагана, или желтая акация) и непарноперистосложные (ясень, робиния, или белая акация, грецкий орех), пальчатосложные (каштан конский, конопля) и тройчатосложные (клевер) листья. Если же такого разделения не происходит, то лист называется простым (слива, клен, дуб). Листовая пластинка однодольных обычно не разделена и не изрезана (хотя листья монстеры, филодендронов и некоторых других представителей имеют глубокие вырезы). У пальм, также относящихся к классу однодольных, сложные перистые или веерообразные листья. Край листовой пластинки у однодольных чаще всего ровный, а у двудольных — в той или иной степени изрезан.

Жилкование листа у двудольных в основном перистое или сетчатое, а у однодольных — дуговое или параллельное. Для черешковых листьев характерно развитие

центральной жилки, которая является важнейшей транспортной магистралью и служит в качестве механической опоры листа.

Иногда листья могут быть представлены в виде игл (кактусы), усиков (горох), чешуек (казуарина). Основную фотосинтетическую функцию в таких случаях может брать на себя стебель. Необычная форма листа встречается у «хищных» растений. Этот орган у них служит для захвата мелких беспозвоночных животных (насекомых, пауков, слизней) и преобразован в специализированные ловчие приспособления (кувшинчики непентесов, ловушки венериной мухоловки, листья росянки).

Разнообразна также и окраска листьев. Хотя «обычными» являются зеленые листья того или иного оттенка, встречаются пестролистные формы, имеющие участки, лишенные хлорофилла, а в тропических лесах есть очень красочные травы (например, бегонии), что рассматривают как приспособление к значительному затенению.

Генеративные органы покрытосеменных представлены цветком, плодом и семенем.

Цветок по сути представляет собой видоизмененный укороченный побег, специализированный для выполнения генеративных функций. По аналогии с голосеменными — это стробил, являющийся, однако, в большинстве случаев обоеполым образованием, поскольку на нем развиваются как мужские, так и женские половые структуры. Для некоторых видов характерны однополые мужские или женские цветки, но это результат вторичной редукции.

Цветок соединяется с побегом посредством цветоножки. По мере приближения к цветку цветоножка постепенно расширяется и переходит в цветоложе, на котором и располагаются все части цветка. Принимая во внимание тот факт, что цветок есть укороченный видоизмененный побег, предполагают, что его части имеют листовое происхождение.

Женская часть цветка представлена пестиком, состоящим из 3 частей:

- ◆ рыльце;
- ◆ столбик;
- ◆ завязь.

Это наиболее типичная организация пестика. *Рыльце* образовано особой тканью — *пеликулой*, синтезирующей антитела и гормоны, стимулирующие или тормозящие прорастание пыльцевого зерна. Основная функция рыльца — восприятие пыльцы.

Столбик — структура, соединяющая рыльце и завязь. Через его ткани происходит продвижение пыльцевой трубки при прорастании пыльцевого зерна.

Завязь является образованием, внутри которого располагаются семязачатки, дающие начало семенам. Строение завязи обеспечивает особые микроклиматические условия, необходимые для развития нежных семязачатков. В сущности она является темной влажной камерой, иногда заполненной слизью. По положению завязи относительно элементов околоцветника различают: верхнюю (располагается над элементами околоцветника), среднюю (на уровне элементов околоцветника) и нижнюю (под околоцветником) завязь.

Несмотря на то, что пестик характерен исключительно для покрытосеменных, он построен по такому же принципу, что и генеративные структуры предшествующих групп растений. Необходимо отметить, что образование это комплексное, состоящее из одного или нескольких сросшихся плодолистиков (мegasпорофиллов), несущих семязачатки, или, как их еще называют, *семяпочки*. Совокупность плодолистиков называется *гинецеем*. Этот термин в настоящее время является более употребительным, чем «пестик».

У вероятных предков цветковых семязачатки располагались на листовидных мегаспорофиллах, которые утратили способность полностью разворачиваться. Таким образом, еще в свернутом листе (мegasпорофилле) происходило созревание и полное формирование семязачатков. Края листовой пластины срослись, шов приобрел способность воспринимать пыльцу, а по мере его сокращения сформировалось точечное рыльце (как например, у абрикоса, сливы и др.) (рис. 7.29).

Мужская часть цветка представлена тычинками. Они состоят из пыльника и тычиночной нити. Пыльник имеет 2 половинки (теки), соединенные связником (коннек-

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЛОДОЛИСТИКА

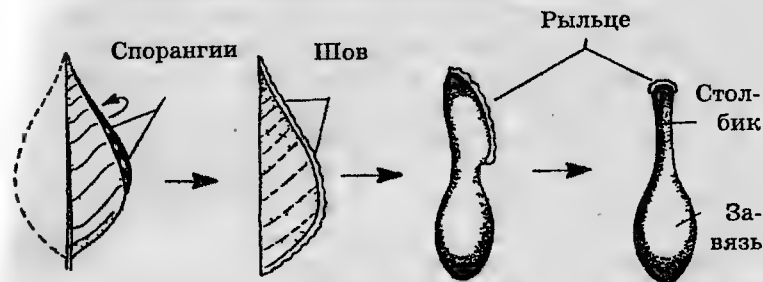


Рис. 7.29

тивом). Каждая половинка имеет 2 гнезда, в которых происходит процесс образования микроспор. Таким образом, гнезда являются не чем иным, как микроспорангиями, а вся тычинка — микроспорофиллом. У некоторых примитивных цветковых тычинки имеют листовидную форму.

По мере развития в процессе эволюции, очевидно, происходило сокращение поверхности листовой пластинки микроспорофилла и объединение микроспорангиев по 2 в каждой доле. Так формировались, соответственно, тычиночная нить и пыльник (рис. 7.30). Для относительно архаичных групп покрытосеменных характерно наличие большого и непостоянного числа тычинок, у более же молодых отмечается, наоборот, небольшое и стабильное их число.

Совокупность всех тычинок цветка называют *андроецеем*. В отличие от стробилов голосеменных, цветок

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТЫЧИНКИ

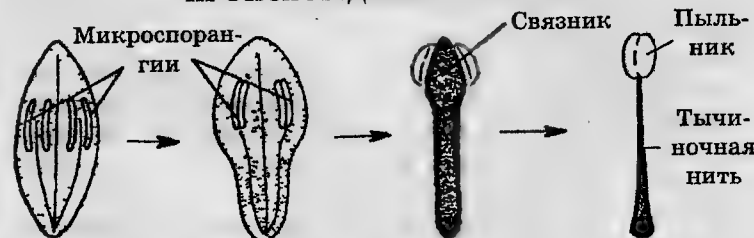


Рис. 7.30

характеризуется наличием стерильного покрова — *околоцветника*. Последний может быть простым и состоять из однородных, внешне не различающихся элементов (цветки тюльпана, лилии), или двойным и состоять из чашелистиков и лепестков. Зеленые чашелистики имеют листовую природу и произошли, по-видимому, из вегетативных листьев. Совокупность чашелистиков называется *чашечкой*. Лепестки же часто бывают ярко окрашены. У зоофильных (т. е. опыляющихся с помощью животных) видов они служат для привлечения животных-опылителей. Лепестки образуются в результате стерилизации микроспорофиллов, т. е. тычинок. При изучении цветка кувшинки можно наблюдать постепенный переход от тычинок (вследствие утраты микроспорангиев и разрастания стерильной ткани) к лепесткам. Совокупность лепестков называется *венчиком*. Как чашелистики, так и лепестки могут срастаться в различной степени, образуя сростнолистную чашечку и/или сростнолепестный венчик.

Помимо описанных структур цветки некоторых растений имеют особые железки, выделяющие нектар — *нектарники*. Последние могут иметь самое различное происхождение и развиваться на разных частях цветка: лепестках, тычиночных нитях, стенках завязи, цветоложе. Сам нектар — это сахаристая питательная жидкость, привлекающая животных-опылителей, кроме того, он обладает бактерицидными и бактериостатическими свойствами. Установлено, что в нем содержатся гормоны, стимулирующие ростовые процессы самого цветка и всего растения в целом.

Однополые цветки образуются в результате редукции андроеца или гинецея. Если на одном растении развиваются только мужские цветки, а на другом — только женские, то такие растения называют *двудомными*. А если на одном и том же экземпляре встречаются и мужские и женские цветки, то это *однодомное* растение. Иногда на одном растении можно встретить как однополые, так и обоеполые цветки.

Части цветка могут располагаться либо по спирали, либо по окружности, что аналогично типам листораспо-

ложения на побеге. Очередное (или спиральное) напоминает спиральное расположение элементов цветка, а супротивное и мутовчатое — циклическое. Это служит еще одним аргументом в пользу гипотезы о побеговом происхождении цветка и листовой природе отдельных его элементов. В зависимости от типа симметрии выделяют актиноморфные (лучевая симметрия), зигоморфные (двусторонняя или билатеральная симметрия) и асимметричные цветки.

Для характеристики той или иной группы покрытосеменных часто используют так называемую формулу цветка. В ней обычно приводятся следующие данные:

- ♦ тип симметрии — актиноморфные (*), зигоморфные ($\cdot \mid \cdot$) или асимметричные ($\uparrow$) цветки;
- ♦ половая организация цветков (φ , σ или φ);
- ♦ строение околоцветника: если околоцветник простой, то количество составляющих его элементов записывается в качестве индекса при буквенном обозначении «Р», если двойной — указывается количество чашелистиков (К) и лепестков (С);
- ♦ число нектарников (N);
- ♦ строение андроеца — количество тычинок (А);
- ♦ строение гинецея — количество плодолистиков (G), если они срастаются, то число сросшихся элементов заключается в круглые скобки;
- ♦ положение завязи относительно частей околоцветника: верхняя (п), средняя (–п) и нижняя (п̄) завязь.

Например, формула цветка лютика ползучего:

$*\varphi K_5 C_5 A_\infty G_\infty$ означает, что цветок актиноморфный, обоеполый, чашелистиков — 5, лепестков — 5, тычинок много (если более 15—20 элементов, ставится знак ∞), плодолистиков много, они не срастаются, завязь верхняя. Вот как выглядят формулы цветков магнолии крупноцветковой — $*\varphi P_{3+3+3} A_\infty G_\infty$, лилии пятичистой $*\varphi P_{3+3} A_{3+3} G(3)$; березы бородавчатой — $\sigma P_2 A_2$ и $\varphi P_0 G_{(2)}$

ДИАГРАММА ЦВЕТКА ЛЮТИКА

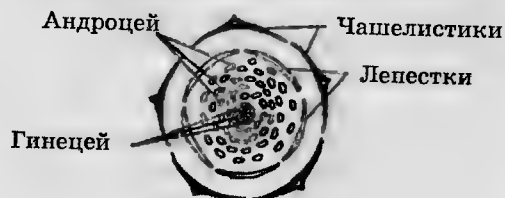


Рис. 7.31

Диаграмма цветка — это схематическое изображение поперечного среза цветка, на котором обозначены отдельные его части и их взаимное расположение. Для лютика ползучего она будет иметь вид, представленный на рисунке 7.31. Фигурными скобками обозначают чашелистики, круглыми — лепестки.

Вопрос о происхождении цветка остается до сих пор наиболее сложным и до конца не решенным. Существует множество гипотез на этот счет, наиболее известными являются следующие:

1. Фоллиарная теория, в соответствии с которой цветок есть укороченный побег и его элементы имеют листовое происхождение;
2. Псевдантовая теория, представляющая цветок как результат преобразования однополых стробиллов голосеменных типа эфедры;
3. Эвантовая теория, предполагающая, что цветок появился в результате преобразования обоеполого стробила бенеттидовых (вымершая группа голосеменных);
4. Теломные теории, развивающие идею о том, что цветок возник не из стробилирных структур, а в результате преобразования непосредственно системы спороносных побегов.

Соцветия. У одних видов растений цветки крупные и располагаются одиночно, например, у тюльпана, лотоса; у других — относительно мелкие и собраны в различные соцветия, как у моркови, клевера, подсолнечника, сирени. Соцветие — это часть растения, несущая группировку определенно расположенных цветков. Существует несколько классификаций соцветий.

Простыми называют соцветия, у которых цветки располагаются непосредственно на главной оси. К такому типу относятся простой колос (подорожник, некоторые орхидные), кисть (черемуха, ландыш), простой зонтик (сусак зонтичный, вишня), початок (пальмы, монстеры, белокрыльник), головка (клевер), корзинка (сложноцветные).

Сложными называют соцветия, у которых главная ось ветвится и цветки располагаются на цветочных ветвях или состоят из элементарных (простых) соцветий. Это, например, сложный зонтик (морковь, петрушка), сложный колос (пшеница, ячмень), метелка (сирень, овес).

Ботрическими называют соцветия, у которых цветки распускаются от основания к верхушке или от периферии к центру. В противоположность им, цимозные соцветия характеризуются тем, что их цветки распускаются от вершины к основанию.

Верхоцветными называют соцветия, у которых верхушка главной оси заканчивается цветком, и ее рост, таким образом, ограничен. Бокоцветными называют такие соцветия, у которых верхушка главной оси не заканчивается цветком, а продолжает расти и формировать боковые цветки.

Биологическое значение соцветий велико, так как благодаря им повышается вероятность опыления.

Семя. Как и в случае голосеменных, семя цветковых образуется в результате преобразований семязачатка и состоит из семенной кожуры, зародыша и специализированных запасных тканей, необходимых для развития зародыша. Семенная кожура выполняет, главным образом, защитные функции и является производным интегументов семязачатка. Анатомически семенная кожура цветковых является образованием более сложным, чем соответствующая структура у голосеменных. Кроме того, на семенной кожуре очень часто можно различить рубчик — место прикрепления фуникулуса (семяножки) и остатки микропилярного отверстия, которое не всегда зарастает полностью.

Зрелый зародыш покрытосеменных состоит из корешка, стебелька, почечки и семядолей (у представителей класса двудольные их две, а у однодольных — одна).

Часть стебелька, которая располагается между семядолями и корешком, называется *гипокотилем*, а та часть, которая расположена над семядолями, — *эпикотилем* (что в общем-то соответствует почке).

У одних групп цветковых питательные вещества могут накапливаться в семядолях (например, у фасоли, гороха), в этом случае специализированные запасающие ткани выражены слабо; у других же, наоборот, питательные ткани хорошо развиты, а семядоли (или семядоля у однодольных) лишь «перекачивают» питательные вещества из них в зародыш.

Специализированные запасающие ткани в семенах цветковых представлены в основном *эндоспермом* и *периспермом* (если он выражен). Эндосперм образуется в результате так называемого двойного оплодотворения (о нем речь пойдет ниже) и является триплоидной ($3n$) тканью. Перисперм представляет собой диплоидную ($2n$) запасающую ткань, формирующуюся в результате преобразования тканей нуцеллуса. Основными питательными веществами в семенах цветковых являются полисахариды (главным образом крахмал), олиго- и моносахариды, белки, масла.

Плод. После того как произошло оплодотворение яйцеклетки и начал формироваться зародыш, происходит преобразование цветка в особый, свойственный исключительно покрытосеменным, орган — плод. Он служит главным образом для защиты семян и обеспечения их распространения.

Различают сухие и сочные плоды. Сухие, в свою очередь, могут быть вскрывающимися (если существует особый механизм вскрытия) и нескрывающимися (если такого механизма нет). К сухим вскрывающимся плодам можно отнести листовку и многолистовку (состоящую из нескольких листовок) (магнолия, лютиковые); боб, характерный для представителей семейства бобовых; коробочку маковых, некоторых пасленовых и лилейных; стручок крестоцветных (от боба он отличается тем, что в его образовании принимают участие два плодолостика, а не один, при этом между ними имеется пленчатая перегородка). К сухим нескрывающимся плодам относят-

ся: орех и орешек (лещина, земляника, шиповник); крылатка (ясень, вяз, граб); семянка (подсолнечник, одуванчик и другие сложноцветные); зерновка (злаковые). Сочными плодами являются: костянка (вишня, слива, абрикос); многокостянка (малина); ягода (смородина, баклажан, банан, томат); тыква (огурец, арбуз, тыква); померанец (апельсин, лимон, лайм).

В зависимости от того, каким образом и из каких элементов цветка формируется плод, различают настоящие и ложные плоды. Настоящие плоды формируются в результате преобразования завязи, как, например, у сливы, томатов, смородины, гороха, капусты. В образовании ложных плодов помимо завязи принимают участие и другие части цветка. Так, мясистая часть плода шиповника — это разросшееся видоизмененное бокаловидное цветоложе и нижняя часть чашечки, а собственно плоды — небольшие орешки, расположенные внутри этого образования. Яблоко формируется в результате разрастания цветоложа и чашечки, а завязь дает начало только хрящеватой сердцевине.

Преобразование элементов целого соцветия приводит к образованию соплодия (ананас, шелковица, инжир). При этом происходит сращение частей цветков и главной оси соцветия в цельное образование.

7.4.15. Особенности размножения и жизненный цикл цветковых. Двойное оплодотворение

Покрытосеменные, как и голосеменные, являются разноспоровыми растениями, в жизненном цикле которых преобладает диплоидная спорофитная фаза. При этом отличительной особенностью этого отдела является максимальная редукция гаметофитной фазы.

Содержимое микроспорангиев, которые в случае цветковых растений представлены гнездами пыльников, заполнено на начальных этапах образования пыльцы диплоидной микроспорогенной тканью. В процессе дальнейшего созревания ее клетки делятся мейотически, с образованием тетрад гаплоидных микроспор. В дальнейшем

тетрады распадаются на отдельные клетки микроспоры (монады), каждая из которых покрывается оболочкой. Так происходит образование пыльцевого зерна.

Оболочка спор цветковых имеет более сложную структуру по сравнению с соответствующим образованием голосеменных и представлена двумя слоями: наружным или экзоиной, имеющим более структурированную организацию, и относительно гомогенным внутренним слоем — интиной.

Еще находясь в микроспорангии, пыльцевое зерно вступает в следующую фазу развития. Его содержимое делится митотически, в результате чего образуется крайне упрощенный двухклеточный мужской гаметофит. Он состоит из генеративной клетки, которая окружена цитоплазмой клетки трубки (или сифоногенной клетки). Такое уникальное образование, когда одна клетка помещается внутри другой, свойственно исключительно мужскому гаметофиту покрытосеменных. По мере дальнейшего развития генеративная клетка делится еще раз митотически с образованием 2 спермиев, лишенных жгутиков.

Мегаспорангии представлены нуцеллусом, окруженным, как правило, двумя интегументами. Нуцеллус, интегументы и семяножка, вместе взятые, образуют семязачаток или семяпочку. На верхушке семязачатка имеется отверстие в слоях интегументов — микропиле, через которое пыльцевая трубка проникает к мегаспорангии (нуцеллусу).

В нуцеллусе имеется единственная диплоидная мегаспорогенная клетка, которая делится мейозом, образуя четыре гаплоидные клетки мегаспор. Три из них впоследствии редуцируются. Таким образом остается единственная функциональная мегаспора. В результате трех митотических делений из нее образуется восьмиклеточный женский гаметофит, или зародышевый мешок. Клетки его определенным образом ориентируются и располагаются по 4 у каждого полюса. В дальнейшем 2 клетки перемещаются в центр и сливаются — возникает диплоидная центральная клетка, а у полюсов остается по 3 клетки. У верхнего (т. е. обращенного к микропиле) находятся 1 яйцеклетка и 2 клетки-спутницы (си-

нергиды), а у нижнего (обращенного к месту прикрепления семяножки) — 3 клетки-антиподы.

Таким образом формируются мужской и женский гаметофиты, готовые к осуществлению оплодотворения. Но прежде чем оно произойдет, пыльцевое зерно, содержащее мужской гаметофит, должно попасть на рыльце пестика. Этот процесс переноса пыльцевого зерна из микроспорангия на рыльце пестика называется опылением. У цветковых оно может осуществляться различными способами.

Самоопыление — это опыление в пределах одной и той же особи (гейтоногамия) или одного и того же цветка (автогамия), при этом цветок может не раскрываться, и опыление осуществляется в бутоне (клеистогамия). Самоопыление является особой жизненной стратегией цветковых растений, позволяющей им выживать и распространяться в суровых и неблагоприятных для существования условиях, когда перекрестное опыление затруднено или вообще невозможно, например, в тундрах, на высокогорных альпийских лугах, океанических островах.

Перекрестное опыление — перенос пыльцы с пыльника одного растения на рыльце пестика другого. С генетической и эволюционной точек зрения оно более предпочтительно, поскольку при этом достигается высокий уровень гетерозиготности, что повышает жизнеспособность организмов и обеспечивает большую эволюционную пластичность. Различают биотическое и абиотическое перекрестное опыление.

Биотическим называют такой тип опыления, при котором основными агентами переноса пыльцы выступают живые организмы (главным образом животные). В зависимости от группы животных-опылителей различают:

- ♦ *энтомофилию* (опылителями являются насекомые — жуки, бабочки, двукрылые, перепончатокрылые и т. д.) (рис. 7.32);
- ♦ *орнитофилию* (опылители — птицы, например, колибри, нектарницы, медососы);
- ♦ *хироптерофилию* (опылители — летучие мыши).

ЭНТОМОФИЛЬНЫЕ (НАСЕКОМООПЫЛЯЕМЫЕ) ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ



Рис. 7.32

При таком типе опыления цветки и растения в целом имеют ряд специальных приспособлений, позволяющих им привлекать и использовать тех или иных агентов-опылителей. Эти приспособления вырабатываются в результате длительной коэволюции (совместной эволюции) опыляемых растений и животных-опылителей.

Так, энтомофильные цветки, опыляемые жуками, обладают сильным фруктовым запахом, мясистыми лепестками, мощной завязью с толстыми стенками и большим количеством пыльцы, которой жуки питаются (шиповник). Цветки раффлезии опыляются падальными мухами и по этой причине как бы имитируют разлагающуюся тушу животного: источают запах гниющего мяса, имеют мясо-красную окраску с пятнами, подобными очагам разложения. Цветки, опыляемые птицами, обычно крупные; содержат большое количество жидкого нектара, не имеют запаха (так как у птиц обоняние развито слабо) и, как правило, окрашены в яр-

кие цвета — красный, розовый, оранжевый (водосбор, стрелитция, различные канновые, геликонии). Наконец, у растений, опыляемых летучими мышами, цветки обычно крупные, выделяют много сахаристого нектара, обладают запахом брожения или фруктов, имеют светлую окраску и раскрываются с наступлением сумерек (цветки многих баобабов, некоторых кактусов).

При абиотическом опылении пыльца переносится без участия живых существ, главным образом при помощи ветра и потоков воды.

Цветки, опыляемые посредством ветра (*анемофильные*) (рис. 7.33), как правило, без запаха и нектара, имеют невзрачную окраску, в той или иной степени редуцированный околоцветник; пыльники крупные на длинных тычиночных нитях, выступающие за пределы цветка; столбик и рыльце пестика также удлинены; пыльца очень легкая и сухая (злаки, осоки, дуб, береза, грецкий орех). Часто анемофильные виды — двудомные растения.

Гидрофильные (опыляемые посредством воды) цвет-

АНЕМОФИЛЬНЫЕ (ВЕТРООПЫЛЯЕМЫЕ) ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ



Рис. 7.33

ки раскрываются в водной толще, как правило, мелкие, невзрачные; пыльцевые зерна нитевидные, что позволяет им «парить» в воде. Гидрофильных растений немного, к ним относятся роголистники, наяды.

После того как пыльцевое зерно попало на рыльце пестика, оно прорастает. Клетка трубки вытягивается и формирует пыльцевую трубку. Для цветковых характерен необычный способ оплодотворения, открытый в 1898 г. С. Г. Навашиным и названный «двойным оплодотворением». Продвигаясь сквозь ткани столбика, пыльцевая трубка достигает семязачатков, заключенных в завязи. Проникнув в семязачаток, главным образом через микропиле, пыльцевая трубка направляется к клеткам зародышевого мешка и попадает в одну из синергид. По пыльцевой трубке, тем временем, пассивно перемещаются два спермия. После того как оболочка клетки-синергиды, в которую проникла пыльцевая трубка, разрывается, спермии оказываются внутри зародышевого мешка. Затем один из них оплодотворяет яйцеклетку, в результате чего образуется диплоидная зигота ($2n$). Другой же перемещается к центральной клетке и сливается с ней — образуется триплоидная клетка ($2n + n = 3n$), по мере деления которой формируется триплоидная запасная ткань — эндосперм. Термин «двойное оплодотворение» не совсем удачен, так как собственно оплодотворением можно назвать лишь слияние двух гамет (n); в результате чего образуется диплоидная зигота; в то время как взаимодействие и слияние спермия (n) и диплоидной центральной клетки ($2n$) оплодотворением не является.

После оплодотворения начинается формирование семени, причем в этом процессе принимают участие все элементы семязачатка: интегументы дают начало семенной кожуре ($2n$), остатки нуцеллуса — перисперму ($2n$), из зиготы ($2n$) развивается зародыш, а из триплоидной (после слияния со спермием) центральной клетки — эндосперм ($3n$). Параллельно с этим, в результате видоизменения завязи, а в ряде случаев и других частей цветка или даже целого соцветия, образуется плод или соплодие.

Плоды с заключенными в них семенами могут распространяться с помощью животных, человека, ветра, воды и имеют для этого соответствующие приспособления.

Явление, при котором плоды и семена распространяются животными, называется *зоохорией*. Так, яркоокрашенные ягоды брусники, клюквы, смородины, сочные костянки вишни, алычи, плоды рябины, боярышника, семени граната поедаются и разносятся птицами; желуди дуба, орехи лещины, бука растаскиваются белками, мышами, сойками, которые прячут их про запас в почву или трещины старых пней, где они и прорастают; нередко плоды и семена бывают покрыты различными крючками и прицепками, благодаря которым они прилипают или цепляются к поверхности тела животных — соплодия дурнишника, семянки лопуха.

Многие плоды и семена распространяются с помощью ветра (*анемохория*), чему способствует наличие у них различных крыловидных выростов или придатков (например, у ясеня, клена, вяза, березы), хохолков, парашютиков (у одуванчика, козлобородника и других сложноцветных).

Наконец, сам человек, сознательно или нет, способствует распространению плодов и семян растений (*антропохория*).

Попав в благоприятные условия, семена начинают прорастать. Но у подавляющего большинства растений, обитающих в области высоких широт, где хорошо выражена сезонность климата, семена какое-то время находятся в состоянии покоя, во время которого интенсивность всех процессов жизнедеятельности в них крайне низка.

Покой может быть обусловлен отсутствием необходимых для прорастания факторов, таких как влажность, тепло, достаточная аэрация субстрата, либо физиологическими особенностями зародыша и самого семени в целом, закрепленными на генетическом уровне. Во втором случае, для того чтобы выйти из состояния покоя, семя должно испытать определенное шоковое воздействие, например, механическое повреждение семенной кожуры, действие низких положительных температур, высушивание или, наоборот, погружение в проточную воду, и т. д.

По мере выхода из анабиоза (состояния покоя), внутри семени активизируются обменные процессы — отмечается усиление интенсивности дыхания, семя начинает активно поглощать воду, увеличивается его объем, активируются определенные ферменты, происходит синтез гормонов роста, запасные питательные вещества, представленные полимерами, подвергаются ферментативному гидролизу и активно используются зародышем.

В результате увеличения размеров и объема зародыша увеличивается внутрисеменное давление. Стенка семени разрывается и наружу появляется корешок, из которого в дальнейшем развивается главный корень.

В зависимости от того, выносятся над поверхностью почвы семядоли или нет, различают, соответственно, *эпигейное* («эпи» — над, «гея» — земля) и *гипогейное* («гипос» — под, «гея» — земля) прорастание.

У эпигейно прорастающих семян фасоли после корешка появляется гипокотиль, который удлиняется и, изгибаясь, образует петельку над поверхностью почвы, а затем выпрямляется и выносит семядоли над поверхностью почвы.

У семян гороха, прорастающих гипогейно, семядоли все время остаются в земле, гипокотиль практически не развит, а над поверхностью появляется эпикотиль с почечкой. После того как части проростка оказываются на свету, начинается синтез хлорофилла, проросток зеленеет и приобретает способность фотосинтезировать. Деятельность меристем усиливается, появляются новые листья, узлы и междоузлия. Растение постепенно растет и на определенном этапе жизненного цикла вступает в генеративную фазу своего развития. Таким образом, цикл замыкается.

7.4.16. Характеристика классов и семейств цветковых растений

Отдел цветковых или покрытосеменных делится на два класса: *двудольные* (или магнолиописиды) и *однодольные* (или лилиописиды). Класс двудольные, объединяющий около 3/4 всех видов цветковых, является более древней группой по сравнению с однодольными. Одно-

дольные же возникли от каких-то примитивных двудольных и с момента деления эти две группы эволюционизировали параллельно. Ниже приведена таблица 7.2 основных различий между этими двумя классами.

По каждому из перечисленных признаков существует множество исключений на видовом, родовом и даже семейственном уровнях. Пожалуй, единственным абсолютным признаком является строение зародыша — главным образом число семядолей.

Рассмотрим наиболее известные и значимые в хозяйственном отношении семейства цветковых, к которым относятся большинство культивируемых в нашей стране видов. Из класса двудольных это семейства крестоцветные, маревые, тыквенные, розоцветные, бобовые, пасленовые и сложноцветные. Из класса однодольных — лилейные и злаковые.

Семейство крестоцветные, или капустные. К этому семейству принадлежит около 3 тыс. видов. Распространены они очень широко и встречаются в самых различных местообитаниях, практически по всему земному шару. Это семейство представлено в основном травами — однолетниками, двулетниками и многолетниками; как исключение — имеется небольшое число полудревесных и древесных (кустарники) видов.

Листья очередные, нижние часто образуют прикорневую розетку. Цветки обычно собраны в кистевидное или щитковидное соцветие, актиноморфные, обоеполые. Околоцветник двойной, состоит из 4 чашелистиков и стольких же лепестков. Элементы цветка располагаются относительно друг друга крест-накрест. Тычинок — 6 и расположены они в 2 круга: наружный образуют две коротких тычинки, а внутренний 4 длинных. Пестик — 1, но состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Плод — стручок (если длина его более чем вдвое превышает ширину) или стручочек (если длина примерно равна ширине).

К этому семейству относится большое количество культивируемых овощных, масличных и декоративных видов. Следует назвать капусту, редьку, репу, брюкву, горчицу. К масличным культурам принадлежат: рыжик,

рапс, различные горчицы; к декоративным — левкой, вечерница (ночная фиалка). Среди крестоцветных есть и лекарственные виды, например пастушья сумка, желтушник, сердечник луговой.

Семейство маревые. Представители этого семейства (а их более 600 видов) растут в основном в странах с умеренным и теплым климатом. Чаще всего их можно встретить в сухих степях, пустынях и полупустынях, на засоленных почвах; морских побережьях и пр. Среди них много галофильных видов, постоянно растущих на засоленных субстратах — так называемых солянок.

Маревые — это в основном травы, но встречаются также полудревесные и древесные жизненные формы. Поверхность стеблей и листьев часто бывает покрыта различными волосками, чешуйками, кристалликами соли, выделяемой солевыводящими железками. Вследствие этого растения часто имеют сероватый или беловатый цвет. Листья, особенно у солянок и пустынных видов, могут быть в той или иной степени редуцированы и превращаются в чешуйки, иглы и т. д. Цветки — невзрачные актиноморфные однополые или обоеполые, собраны в особые соцветия — клубочки. Околоцветник простой, часто пятичленный, листочки околоцветника сростаются у основания. Тычинок чаще — 5, располагаются они супротивно листочкам околоцветника. Пестик состоит из 2—5 сросшихся плодолистиков, завязь верхняя. Плод у маревых — орешек. К этому семейству принадлежит такая важная сельскохозяйственная культура, как свекла обыкновенная, имеющая несколько разновидностей, в том числе свекла сахарная, кормовая, столовая и листовая. Среди маревых много сорных растений: марь, лебеда, прутняк веничный.

Семейство тыквенные. Объединяет около 900 видов, обитающих, главным образом, в тропических, субтропических или теплых умеренных областях земли. Тыквенные — это в основном травянистые растения, реже кустарники. Деревом является единственный вид дендросициос, или «огуречное дерево», произрастающее на острове Сокотра.

Среди тыквенных много травянистых лиан, снаб-

женных цепляющимися усиками (видоизмененными побегами). Цветки обычно актиноморфные крупные, энтомофильные, часто окрашены в белый, желтый или оранжевый цвет, однополые, одиночные или собраны в различные пазушные соцветия. Околоцветник двойной, его части сростаются друг с другом, с основаниями тычиночных нитей и прирастают к гинецею, при этом образуется так называемая цветочная трубка. Сросшихся чашелистиков обычно — 5, столько же сросшихся лепестков. Тычинок, которые развиваются только в мужских цветках, — 5, при этом 4 из них обычно попарно сростаются. Пестик состоит из 3 или 5 плодолистиков и имеет также только в женских цветках. Завязь — нижняя. Плод — тыква (очень похож на ягоду).

К этому семейству принадлежит большое количество культурных растений, например: огурец, арбуз, дыня, чайот, люффа, тыква и множество ее разновидностей, например: цуккини, кабачки, патиссоны.

Семейство розоцветные. Это очень многочисленное семейство насчитывает около 3 тыс. видов. Распространено во всех широтах Земли, но особенно много его представителей в странах с умеренным климатом. Среди розоцветных встречаются деревья, кустарники и травы.

Листья розоцветных обычно простые или сложные, очередные или, реже, супротивные. Цветки обычно актиноморфные, обоеполые, белые, алые, розовые и других цветов, часто собранные в различные соцветия (кисть, метелка, простой зонтик, щиток и т. д.). Околоцветник — двойной, пятичленный. Чашечка образована 5 чашелистиками, венчик — 5 лепестками. Тычинок обычно неопределенное количество. В центре цветка один или много плодолистиков. Завязь может быть нижняя, полунижняя и верхняя. Плоды очень разнообразны: орешки, листовки, коробочки, костянки. Очень характерны так называемые ложные плоды — многокостянки, яблоки, земляничны. На основании строения плодов это семейство делят на ряд подсемейств: яблоневые (плод — яблоко), сливовые (плод — костянка), розовые (плоды — орешки, многокостянки) и спирейные (плоды — листовки или коробочки).

Среди розоцветных много культурных пищевых и декоративных видов. Множество фруктовых растений относятся к этому семейству, например: вишня, абрикос, слива, клубника, черешня, малина, яблоня, груша, айва, алыча.

Семейство бобовые, или *мотыльковые*. Это третье по численности среди цветковых растений семейство насчитывает около 17 тыс. видов. Распространены бобовые очень широко, большая часть видов произрастает в тропиках, субтропиках и теплых умеренных областях Земли. Среди них можно встретить травянистые формы, кустарники, полукустарники и деревья, иногда достигающие огромных размеров.

Листья, как правило, перистосложные или тройчато-сложные, на корнях образуются клубеньки, создаваемые азотфиксирующими бактериями.

Цветки обычно зигоморфные (двустороннесимметричные), специализированные энтомофильные, обоеполые; окрашены в самые различные цвета (белый, желтый, малиновый, розовый, красный, сине-фиолетовый и др.) и собраны в кистевидные или метельчатые соцветия. Цветок очень характерного, так называемого мотылькового строения (назван из-за сходства с сидящим мотыльком) (рис. 7.34). Околоцветник — двойной. Чашечка образована 5 сросшимися чашелистиками. Венчик также пятичленный, но состоит из 4 элементов: паруса, или флага, лодочки и 2 крыльев или весел, располагающихся по бокам от лодочки и паруса. Парус — это самый крупный верхний лепесток, охватывающий в бутоне все остальные элементы. Лодочка образуется в результате сращения двух лепестков, а весла или крылья являются лепестками нормального размера.

Тычинок обычно 10, причем 9 из них срастаются нижними частями тычиночных нитей, а 1 — свободна. Пестик 1, завязь верхняя.

Плод — боб. Среди бобовых много культурных пищевых видов (фасоль, горох, чечевица, бобы, соя, арахис), а также кормовых (вика, люцерна, чина, клевер) и лекарственных (солодка, вязель, дрок, донник) видов.

Семейство Пасленовых. К этому семейству принадлежит около 2,5 тыс. видов, обитающих главным обра-

СТРОЕНИЕ ЦВЕТКА БОБОВЫХ



Рис. 7.34

зом в тропиках, субтропиках и значительно меньше в странах с умеренным климатом.

Пасленовые в основном травянистые растения, хотя известны также кустарники и небольшие деревья. Листья растений супротивные, простые, иногда покрыты различными волосками и железками. Цветки обычно актиноморфные, пятичленные, энтомофильные (а у тропических видов иногда — орнитофильные), окрашены в различные цвета (часто белые, розовые, лиловые, желтые и др.), обоеполые, собраны в верхушечные или пазушные соцветия. Околоцветник двойной. Чашелистиков 5, столько же сросшихся друг с другом лепестков. Тычинок обычно 5, пестик — 1, но образован в результате сращения 2 плодолистиков, завязь верхняя. Часто бывает выражен нектарный диск. Плод — ягода или коробочка.

Среди пасленовых встречаются пищевые, лекарственные и декоративные виды с множеством различных сортов. К пищевым относятся томаты, баклажаны, различные сорта перца, картофель и др. Благодаря биохимическим особенностям среди пасленовых много лекарственных и ядовитых видов, например различные виды паслена, белена, дур-

ман и др. Из декоративных пасленовых наиболее известны — физалис, петуния гибридная, никандра.

Семейство сложноцветные — одно из самых богатых по числу видов семейств, насчитывает около 20 тыс. видов, т. е. около $1/10$ части всех видов цветковых. Его представители распространены очень широко практически во всех климатических зонах Земли. Это в основном однолетние, двулетние или многолетние травы, редко древесные и полудревесные формы.

Листья могут быть цельными или в различной степени рассеченными. Поверхность стеблей и листьев часто бывает покрыта волосками и железками. Цветки, как правило, мелкие, актиноморфные (трубчатые) или зигоморфные (язычковые и воронковидные), энтомофильные или анемофильные (например, амброзия, дурнишник, циклохена), обоеполые; однополые (мужские и женские) или бесплодные (с редуцированными андроцеом и гинецеом (например, у воронковидных цветков), собраны в особое соцветие — корзинку. Основу корзинки образует расширенная ось соцветия, на которой сидят цветки, окруженные оберткой из видоизмененных листьев. Чашечка преобразована в хохолок (у анемохорных видов) или редуцирована. Венчик пятичленный, сростнолепестный. Тычинок — 5, они прикреплены к трубке венчика и слипаются пыльниками. Пестик образован 2 плодолистиками, завязь — нижняя. Плод — семянка.

Растения этого семейства обладают рядом биохимических особенностей: основным запасным веществом является полисахарид инулин, а не крахмал, как у других цветковых; в тканях образуются различные флавоноиды, кумарины, танины.

Сложноцветные имеют большое значение для человека. Среди них встречаются пищевые, медоносные, лекарственные и декоративные растения. Из пищевых наиболее известны топинамбур, салат латук. Большое значение имеет подсолнечник — важнейшая масленичная культура в нашей стране. К лекарственным растениям из сложноцветных можно отнести девясил, календулу, мать-и-мачеху, пижму. Декоративные сложноцветные представлены большим числом сортов астр, георгинов.

Семейство лилейные. К этому семейству принадлежит около 2 тыс. видов, распространенных практически во всех областях Земли.

Представители лилейных — это травянистые растения, стебель которых видоизменен и представлен луковичей. Листья хорошо развиты, имеют ланцетовидную или саблевидную форму, цельные, с параллельным жилкованием, собраны в приземную розетку. Цветки актиноморфные, шестичленные, энтомофильные, обоеполые, одиночные или собраны в кистевидные соцветия. Околоцветник простой, шестичленный. Тычинок — 6, расположены они по 3 в 2 круга, прирастают к листочкам околоцветника. Пестик образуется в результате сращения 3 плодолистиков. Завязь верхняя. Плод коробочка. Среди лилейных есть культивируемые растения, например, новозеландский лен, различные декоративные лилии, тюльпаны. Необходимо иметь в виду, что лук, чеснок и некоторые другие виды в настоящее время относят к совершенно особому семейству луковых, близкому к семейству лилейных.

Семейство злаковые. Это семейство объединяет около 12 тыс. видов чрезвычайно широко распространенных растений, встречающихся практически во всех подходящих для существования высших растений местообитаниях. Злаки являются основными обитателями степей, саванн, прерий, лугов. Они максимально приспособлены к жизни на открытых пространствах.

Стебель этих растений, как правило, полый внутри, очень легкий и прочный — так называемая соломина. Листья узкие, цельные, с параллельным жилкованием, в основном влагалищные.

Злаки всегда одно- (пшеница, кукуруза, ячмень) или многолетние (некоторые корневищные — пырей ползучий, тростник и дерновинные — луговик дернистый, ковыли) травянистые растения. Некоторые из них довольно крупные (бамбук).

Цветки анемофильные, производные от шестичленного типа, обоеполые, собраны в особые соцветия — колоски, которые в свою очередь объединены в более сложные соцветия — метелка, сложный колос, сложный по-

чаток. Цветки максимально приспособлены для ветроопыления и имеют своеобразное строение. В них различают верхнюю и нижнюю цветковые чешуи, лодикулы, тычинки и пестик. Нижняя цветковая чешуя является видоизмененным прицветным листом, в пазухе которого сидит цветок; верхняя цветковая чешуя образуется в результате сращения 2 листочков наружного круга околоцветника (третий листочек редуцируется). Два видоизмененных листочка внутреннего круга околоцветника образуют 2 лодикулы, а третий полностью редуцируется. Тычинки (обычно — 3) имеют длинные тычиночные нити и крупные пыльники. Пестик образуется в результате сращения 2 плодолистиков, рыльца перистые. Цветковые чешуи не следует путать с колосковыми чешуями. Нижняя колосковая чешуя часто имеет продолжение в виде остии (у остистой пшеницы, ячменя, ковылей и др.). Таким образом, анемофильный цветок злаков является производным от энтомофильного цветка лилейных, при этом наблюдается значительная редукция частей цветка (рис. 7.35). Плод — зерновка — образуется в результате сращения околоплодника и семенной кожуры.

Злаки имеют огромное хозяйственное значение. Достаточно назвать лишь некоторые культивируемые растения, относящиеся к этой группе, чтобы понять их роль в жизни человека. Это: пшеница, рис, ячмень, кукуруза, овес, просо, сорго и многие другие виды.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТКА ЗЛАКОВЫХ

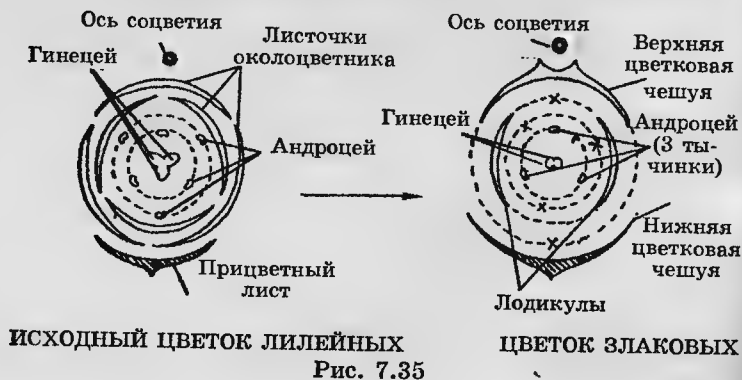


Рис. 7.35

Таблица 7.1

Сравнительная характеристика основных классов Моховидных

	Антоцеротовые	Печеночники	Листостебельные
Гаметофит			
Симметрия	Дорзентральная	Дорзентральная	Радиальная
Вегетативное тело	Слоевище	Слоевище	Расчленено на кауллидии и филидии с элементами тканевой дифференцировки
Ризоиды	Одноклеточные	Одноклеточные	Многоклеточные
Половые органы	Погружены в ткань таллома	Погружены в ткань таллома	Располагаются на концах веточек и окружены покровными «листьями» — филидиями
Протонема	Слабо развита	Слабо развита	Хорошо развита, имеет сложное строение, нитчатая или пластинчатая
Спорофит (спорогон)			
Строение	Состоит из спорангия и стопы, имеет стрючковидную форму; постоянно растет, так как имеется слой меристемы, расположенный у основания	Состоит из спорангия (коробочки), ножки и стопы; слоя меристемы нет	Состоит из спорангия, ножки и стопы; меристематическая ткань отсутствует
Стенка спорангия	Зеленая, т. е. фотосинтезирует с устьицами	Бесцветная, состоит из 1—2 слоев клеток	Многослойная, с устьицами, зачатком проводящей ткани, на ранних этапах фотосинтезирует
Колонка	Есть	Нет	Есть
Специальный механизм вскрытия	Нет — растрескивание сверху вниз на лентовидные сегменты	Нет — растрескивание на лепестковидные сегменты	Есть — имеется крышечка и перистом
Элатеры	Многоклеточные и одноклеточные	Одноклеточные	Нет

Таблица 7.2

Сравнительная характеристика основных классов Покрытосеменных

	Двудольные	Одидольные
Строение зародыша	Зародыш обычно имеет 2 семяздоли (хотя существуют различные исключения), симметричный — почечка занимает верхушечное положение, а семяздоли располагаются по бокам оси зародыша	Зародыш с 1 семяздолью, асимметричный — семяздоль занимает верхушечное положение, а почечка находится сбоку
Строение листа	Листья обычно черешковые, опадающие, жилкование, как правило, сетчатое, реже перистое или дуговидное	Листья часто с влагалищным основанием, не разделены на черешок и листовую пластинку, не опадающие, жилкование параллельное или дуговидное
Особенности роста	Имеется камбий, таким образом характерен вторичный рост	Камбий, как правило, отсутствует. Вторичный рост не характерен
Жизненные формы	Встречаются древесные, полудревесные и травянистые формы	В основном травы или иногда вторичные древесные формы (пальмы)
Корневая система	Стержневая	Мочковатая
Цветки	Обычно пятичленные или производные от пятичленного, реже четырехчленные	Обычно трехчленные или производные от трехчленного типа; реже двух- или трехчленные, но никогда не бывают пятичленными

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

систематика, номенклатура, биномиальная система, вирус, вирион, бактериофаг, репродукция, кокк, палочка, бактерия, конъюгация, трансдукция, трансформация, брожение, аэроб, анаэроб, фототроф, хемотроф, азотфиксация, нитрификация, редуцент, гиперпаразитизм, гифа, мицелий, плодовое тело, гименофор, конидий, аскоспора, базидиоспора, изогамия, анизогамия, оогамия, соматогамия, гаметамиогамия, растение, жизненный цикл, симбиоз, микориза,

слоевище, ризоид, первичный рост, вторичный рост, корень, корневая система, побег, стебель, лист, почка, камбий, листовое расположение, листовая мозаика, листопад, транспирация, спорангий, сорус, архегоний, антеридий, спорогон, гаметофит, спорофит, филлидий, каулидий, стробил, заросток, разноспоровость, равноспоровость, семязачаток, зародыш семени, эндосперм, двойное оплодотворение, цветок, плод, семя, цветоножка, цветоложе, околоцветник, чашечка, венчик, пестик, тычинка.

Дайте ответы на вопросы:

1. Расскажите о строении, систематике и репродукции вирусов. Почему вирусы занимают особое положение в системе органического мира?
2. Почему вирусы являются облигатными генетическими паразитами? Расскажите об основных вирусных инфекциях человека, растений и животных. Приведите примеры.
3. Назовите основные отличия про- и эукариотических организмов. Каково строение бактериальной клетки?
4. В чем заключаются особенности метаболизма бактерий по сравнению с эукариотами? Чем процесс брожения отличается от дыхания? Назовите основные типы брожения и дыхания у бактерий. Азотфиксация.
5. Расскажите об основных бактериальных инфекциях человека и животных. Что такое эпидемия и пандемия? Какие необходимы санитарно-профилактические мероприятия при эпидемиях?
6. Чем грибы отличаются от растений и животных? Какие черты сходства грибов и других царств эукариот вы можете привести?
7. Расскажите о строении, образе жизни и размножении грибов. Какую роль в биосфере играют грибы?
8. Какие группы относят к высшим и низшим грибам? Шляпочные, дрожжевые и плесневые грибы — их характеристика и значение. Съедобные и ядовитые грибы, профилактика грибных отравлений.
9. Приведите общую характеристику царства растений. Назовите черты сходства и отличия растений по сравнению с грибами и животными.
10. Расскажите о систематике, образе жизни, строении и размножении водорослей. Какое значение имеют водоросли в природе и жизни человека?
11. Какова природа лишайников? Расскажите о строении, распространении, образе жизни и размножении лишайников.

12. Приведите общую характеристику высших растений. Чем высшие растения отличаются от низших?
13. Что такое корень, каково его строение? Зоны корня. Какие типы корней и корневых систем вам известны? Как осуществляется рост корня?
14. Как происходит поглощение воды и минеральных веществ корнем? Минеральное питание растения. Назовите основные агротехнические приемы выращивания растений.
15. Побег — его строение и функции. Какие типы видоизменений побега вам известны? Приведите примеры. Восходящий и нисходящий ток веществ.
16. Расскажите о ветвлении, росте и строении стебля. Чем понятие «стебель» отличается от понятия «побег»?
17. Лист — его внешнее и внутреннее строение. Функции листа. Какие типы видоизменений листа вам известны? Приведите примеры. Расскажите о дыхании, транспирации и ассимиляции у растений.
18. Расскажите о строении, образе жизни, размножении и значении мохообразных. Особенности жизненного цикла мохообразных.
19. Расскажите о строении, происхождении, образе жизни, размножении и значении папоротникообразных, хвощей и плаунов. Сравните эти три группы растений. Приведите жизненный цикл папоротникообразных.
20. Назовите отличительные признаки семенных растений. Какое эволюционное значение имеет разноспоровость? Расскажите о строении, образе жизни, размножении и значении голосеменных. Жизненный цикл голосеменных.
21. Дайте общую характеристику покрытосеменных растений. Расскажите о их строении, образе жизни и размножении.
22. Строение цветка. Опыление и оплодотворение у покрытосеменных растений.
23. Расскажите о строении и типах плодов. Строение семян. Типы прорастания семян.
24. Приведите характеристику класса двудольные. Строение, распространение, значение представителей семейств: крестоцветные, розоцветные, бобовые, маревые, тыквенные, пасленовые, сложноцветные. Приведите примеры.
25. Приведите характеристику класса однодольные. Строение, распространение, значение представителей семейств: лилейные, луковые, злаковые. Приведите примеры.

Глава 8. Животные

8.1. Общая характеристика царства

Животные — это царство эукариотических гетеротрофных организмов.

Животный мир Земли крайне разнообразен, порой в этом многообразии форм бывает чрезвычайно трудно разобраться. Вместе с тем, существуют определенные признаки, характерные для животных. По этим признакам их можно отличить от всех других групп.

1. Основной тип питания животных — голозойное гетеротрофное, но достаточно многочисленны среди них и паразиты, характеризующиеся гетеротрофным паразитическим питанием.
2. Клетка животных отличается отсутствием клеточной стенки, благодаря чему она может принимать любую форму (голозойный тип питания животных с цитологической точки зрения объясняется как раз отсутствием клеточной стенки: клетки обладают способностью захватывать твердые частицы пищи — фагоцитировать). Вакуолярная система в клетках животных практически не развита, а если вакуоли имеются, то они никогда не приобретают таких размеров, как в растительных клетках. Имеются центриоли. Многие клетки снабжены различными ресничками, жгутиками и т. д. Основным запасным углеводом является гликоген.
3. У животных различают 4 вида тканей: покровную (эпителиальную), внутренней среды, мышечную и нервную.
4. Животные ведут в основном подвижный образ жизни, что связано с развитием опорно-двигательной и нервной систем.
5. Животные имеют экскреторные органы и выделяют азотсодержащие продукты жизнедеятельности, это, например: аммиак, мочевины, мочевая кислота, гуанин и другие гетероциклические соединения.

6. Клетки некоторых тканей животных обладают возбудимостью (например, мышечные и нервные).
 7. Существует сложная система осмотической регуляции клеток животных (Na^+/K^+ -насос и другие ионные насосы).
 8. В связи с развитием нервной системы для животных характерны сложные поведенческие реакции, а наиболее высоко организованные формы обладают способностью осуществлять процессы высшей нервной деятельности.
 9. Большинство животных обладает нервной и гуморальной системами, обеспечивающими регуляцию и координацию деятельности отдельных клеток, тканей, органов и их систем (у растений — только одна гормональная). Гормоны животных, в целом, имеют, как правило, большую молекулярную массу по сравнению с растительными и выделяются специальными образованиями — эндокринными железами. Нервная и гуморальная системы регуляции тесно взаимосвязаны и образуют общую интеграционную систему.
 10. У животных имеется хорошо развитая и сложно организованная защитная (иммунная) система.
 11. Животные, в отличие от растений, характеризуются диффузным ростом, т. е. увеличение размеров тела осуществляется сразу всей поверхностью, а не за счет определенных ростовых точек. Кроме того, они обладают ограниченным ростом, иными словами, представляют собой, в противоположность растениям, закрытые ростовые системы.
 12. Животные, в большинстве случаев, не обладают столь высокой способностью к регенерации, как растения.
 13. Жизненные циклы животных не отличаются такой сложностью, как у растений. Гаплоидная стадия представлена только гаметам (за исключением споровиков и фораминифер). Редукционное деление осуществляется непосредственно в процессе гаметогенеза (так называемая гаметическая редукция).
- Царство животных насчитывает более 1,5 млн ви-

дов. В систематике животных приняты следующие категории: царство, тип (всего в животном мире известно 23 типа), раздел (5 разделов), класс (71 класс), отряд, семейство, триба, род и вид.

Весь животный мир для удобства изучения делят на 2 группы: беспозвоночные и позвоночные животные, куда обычно включают всех хордовых.

Эти группы различаются по наличию внутреннего скелета, представленного хордой либо костным скелетом (позвоночным столбом, черепом и т. д.). Из рассматриваемых нами групп к беспозвоночным относятся все простейшие, а также типы кишечнополостные, плоские, круглые и кольчатые черви, моллюски и членистоногие.

К позвоночным относят всех хордовых, представителей классов: головохордовых, круглоротых, хрящевых и костных рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

8.2. Простейшие (общая характеристика)

К простейшим относятся одноклеточные организмы. Соответственно ни о каких тканях, органах и их системах не может быть и речи. Некоторые простейшие способны образовывать колонии, однако клетки в них обычно слабо дифференцированы и относительно независимы друг от друга. Хотя, вероятно, в процессе эволюции колониальные формы явились переходным этапом от одноклеточных к многоклеточным.

Размеры большинства представителей очень малы — обычно 50—150 мкм, хотя известны и «карлики» (2—4 мкм) — *Piroplasma*, и «гиганты» (до 1 см) — *Pogospira gigantea*.

Строение клеток простейших типично для эукариот. Они состоят из одного или нескольких ядер с хромосомами, отделенных ядерной мембраной от цитоплазмы, которая ограничена от окружающей среды цитоплазматической мембраной. У многих цитоплазма дифференцирована на два слоя — плотный наружный (*эктоплазму*) и внутренний подвижный (*эндоплазму*). В цитоплазме располагаются: митохондрии, рибосомы, эндоп-

лазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, центриоли, структуры клеточного скелета, запасные вещества (гликоген, жировые включения), вакуоли.

Основная масса простейших является *гетеротрофами*, некоторые способны фотосинтезировать. Питание осуществляется по типу внутриклеточного пищеварения за счет фаго- и пиноцитоза. Пищеварительной системы нет, ее функции выполняют пищеварительные вакуоли.

Хотя нервной системы нет, простейшие обладают раздражимостью — реагируют на внешние воздействия положительными или отрицательными таксисами (движениями).

Дыхание осуществляется всей поверхностью клетки, движение цитоплазмы обеспечивает перемещение веществ в клетке. Функцию выделения выполняют сократительные вакуоли.

Простейшие могут размножаться бесполом и половым путем. Бесполое размножение осуществляется главным образом путем простого и множественного (шизогония) деления. Для многих групп простейших свойственен половой процесс — *копуляция* и *конъюгация*. При конъюгации происходит слияние ядер разных клеток, а при копуляции сливаются целые клетки (в этом плане клетка простейших аналогична гамете многоклеточных).

Среди простейших известны как свободноживущие формы, так и паразиты. Представители подцарства способны жить только в водной среде, поэтому, заселив Мировой океан, пресные воды и почву, они не смогли «завоевать» поверхность суши и воздушное пространство.

Биологическое значение простейших огромно. В океане они входят в состав планктона, который служит пищей многим организмам. Формы-паразиты вызывают ряд заболеваний растений и животных, в том числе человека.

8.3. Тип саркомастигофоры

К типу принадлежит около 18 тыс. видов свободноживущих и паразитических простейших. Органоидами движения являются выпячивания цитоплазмы — псев-

доподии (*ложноножки*) или жгутики. У некоторых (*фораминиферы*, *радиолярии*) имеется наружный минеральный скелет из CaCO_3 , SiO_2 .

8.3.1. Класс корненожки

Класс содержит 3 отряда: голые амебы, раковинные корненожки и фораминиферы.

Среди голых амев наиболее известна амeba-протей. По внешнему виду она представляет собой небольшой объект, постоянно изменяющий свою форму (рис. 8.1). Амeba постоянно выпускает и втягивает псевдоподии, представляющие собой выпячивания цитоплазмы. Животное не имеет ни раковины, ни других внешних оболочек, кроме клеточной мембраны. Одновременно амeba может образовывать до двух десятков псевдоподий. Благодаря им она способна передвигаться. Питание осуществляется путем фагоцитоза. Добычей обычно являются бактерии, водоросли, другие простейшие. В цитоплазме содержатся пищеварительные вакуоли с находящимися на разных стадиях переваривания комочками пищи, сократительные вакуоли, выводящие из клетки излишки воды, а также экскреторные гранулы.

Амeba протей размножается только делением надвое (рис. 8.2), хотя для других представителей класса показательно существование полового процесса — копуляции. У ряда корненожек (фораминифер) существуют более сложные жизненные циклы с чередованием поколений.

АМЕБА-ПРОТЕЙ

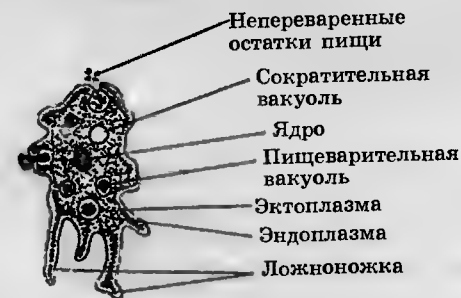


Рис. 8.1

ДЕЛЕНИЕ АМЕБЫ



Рис. 8.2

Неблагоприятные условия среды амёбы (главным образом пресноводные формы) переносят в форме *цисты*. При этом псевдоподии втягиваются, клетка округляется, эктоплазма уплотняется, а процессы жизнедеятельности замедляются.

Подтип жгутиконосцы насчитывает около 6 тыс. видов. Для представителей этой группы характерно наличие одного или нескольких *жгутиков*. Форма их тела различна, но чаще всего овальная, шаровидная или веретеновидная. Некоторые жгутиковые способны образовывать псевдоподии. Практически все жгутиконосцы имеют уплотненную эктоплазму, которая образует *пелликулу*; некоторые имеют кроме того дополнительные наружные оболочки.

Среди жгутиконосцев есть автотрофы (эвглены, хламидомонады), гетеротрофы (перанемы — «хищники», питающиеся бактериями), сапрофиты (астазия) и паразиты (трипаносомы). Некоторые (например, эвглены) в зависимости от условий окружающей среды способны переходить с одного типа питания на другой.

Размножение бесполое, у ряда форм — половое (копуляция).

Свободноживущие жгутиконосцы обитают в морях и пресных водоемах.

В зависимости от типа питания подтип разделяют на 2 класса — растительные и животные жгутиконосцы.

8.3.2. Класс растительные жгутиконосцы

Представителем данного класса является эвглена зеленая (рис. 8.3). Она имеет веретеновидную форму тела.

ЭВГЛЕНА ЗЕЛЕНАЯ



Рис. 8.3

Эктоплазма уплотнена и образует пелликулу. Передвигается при помощи единственного жгутика на переднем конце тела. Ядро одно. Имеется «орган» фоторецепции — глазок с пигментом, так называемая *стигма*. Зеленый цвет клетке придают хлоропласты — органоиды фотосинтеза.

Особенностью эвглены является ее способность питаться как авто-, так и гетеротрофным способом. На свету она фотосинтезирует, а в темноте хлоропласты деградируют и эвглена начинает поглощать органические вещества из окружающей среды всей поверхностью клетки. Размножение исключительно бесполое продольным делением надвое.

К классу растительных жгутиконосцев относятся хламидомонады, у которых есть целлюлозная клеточная оболочка, фотосинтетический аппарат представлен хроматофором и кроме бесполого размножения известна копуляция.

Растительных жгутиконосцев, особенно способных к миксотрофному питанию, помещают в самое основание филогенетического дерева эукариот. Считается, что от близких к ним форм в древности произошли все основные группы эукариот.

8.4. Тип споровики

Все представители типа — паразиты животных, поселяющиеся в крови, кишечнике, а также в других органах и тканях хозяев. Известны и внутриклеточные паразиты. Одной из особенностей, связанных с паразитическим существованием, у этих организмов является сложный жизненный цикл со сменой хозяев.

Жизненный цикл споровиков рассмотрим на примере малярийного плазмодия, вызывающего малярийную лихорадку у человека.

Бесполое размножение плазмодия осуществляется в теле человека, а половой процесс — в малярийном комаре рода анофелес.

Спорозоиты (бесполое поколение) попадают в кровь человека при укусе зараженным комаром, доставляются с ее током в печень, проникают в ее клетки и начинают активно расти и размножаться путем шизогонии (множественного деления). После одного или нескольких бесполох поколений в печени плазмодии выходят в кровяное русло и проникают в эритроциты. Здесь они снова размножаются множественным делением. После каждого цикла шизогонии образующиеся на этой стадии мерозоиты выходят в кровь, при этом эритроцит лопается и в кровь выбрасываются токсические вещества — продукты жизнедеятельности плазмодия. Именно эти токсины обуславливают клинические проявления малярии.

После нескольких циклов шизогонии в эритроцитах плазмодии перестают делиться и преобразуются в гаметоциты, половое поколение, которые позднее образуют гаметы. Теперь гаметоциты должны попасть в комара. Его заражение происходит во время укуса; гаметоциты выходят из эритроцитов и превращаются в гаметы. В полости кишечника комара гаметы попарно сливаются, образуя зиготу. Она проникает в гемолимфу и инцистируется. Здесь происходит множественное деление ядра зиготы и отпочковывание от образовавшейся многоядерной массы спорозоитов. Последние из гемолимфы мигрируют в слюнные железы комара. Теперь они готовы к попаданию в кровь человека. Цикл замыкается (рис. 8.4).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ МАЛЯРИЙНОГО ПЛАЗМОДИЯ

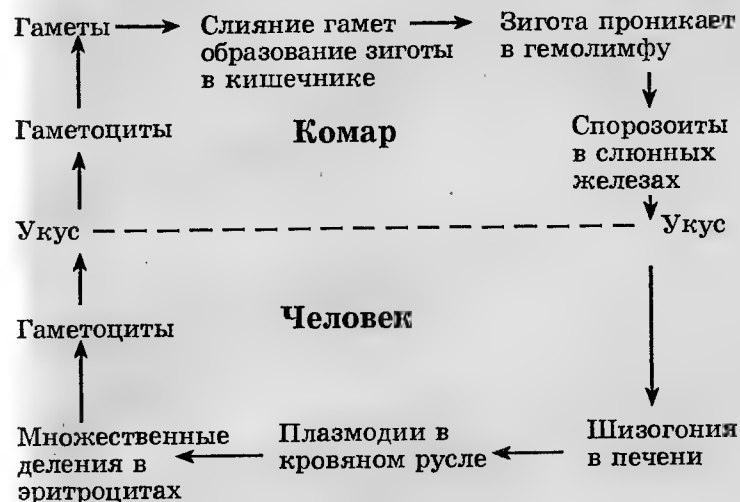


Рис. 8.4

8.5. Тип инфузории

К этому типу относятся наиболее высокоорганизованные простейшие (рис. 8.5). Снаружи клеточной мембраны лежит прочная эластичная *пелликула*. Тело полностью или частично покрыто ресничками.

Пищеварительная «система» устроена для простейших относительно сложно. В пелликуле есть отверстие — клеточный рот, к которому биением ресничек подгоняется вода с частицами пищи. Клеточный рот ведет в клеточную глотку — канал, в конце которого, периодически отщипываясь от мембраны, образуются пузырьки — пищеварительные вакуоли. Непереваренные остатки выбрасываются через клеточный анус (порошицу). Излишки воды удаляются сократительными вакуолями. Паразитические формы поглощают пищу всей поверхностью тела.

Ядерный аппарат представлен двумя типами ядер (явление ядерного диморфизма): вегетативным полиплоидным *макронуклеусом* и генеративным диплоидным

ИНфузория-туфелька



Рис. 8.5

микронуклеусом. Первый ответствен за осуществление процессов жизнедеятельности клетки, второй — за размножение.

Помимо бесполого размножения путем поперечного деления надвое, для инфузорий характерен половой процесс по типу конъюгации. Он протекает следующим образом. Две инфузории соединяются «ротовыми» сторонами, между ними возникают анастомозы. В каждой клетке макронуклеус растворяется, а микронуклеус мейотически делится. В результате образуются 4 ядра, 3 из которых растворяются, а оставшееся делится митотически. Одно из образовавшихся ядер мигрирует к партнеру, второе сливается с пришедшим ядром, при этом восстанавливается диплоидность микронуклеуса. После этого клетки расходятся, а образовавшееся ядро делится, образуя микро- и макронуклеус. Позже макронуклеус пу-

тем эндомитоза восстанавливает свою полиплоидность. В результате конъюгации происходит рекомбинация генетического материала инфузорий.

Среди инфузорий встречаются свободноживущие в морях и пресных водоемах планктонные и прикрепленные формы, паразиты и симбионты. Наиболее известным представителем является инфузория-туфелька.

8.6. Тип кишечнополостные

8.6.1. Общая характеристика

Группа двухслойных, просто организованных многоклеточных организмов, обладающих лучевой симметрией. Известны 2 жизненные формы: полип и медуза. Некоторые виды всю взрослую стадию жизненного цикла представлены полипом (гидра, коралловые полипы), другие — медузой. У ряда видов в жизненном цикле происходит правильное чередование стадии полипа и медузы. Кишечнополостные населяют моря и океаны, реже пресные воды. Размеры тела от 1 мм (некоторые полипы) до 30 м (цианея арктическая). Всего насчитывается около 9 тыс. видов кишечнополостных. Стенка тела ограничивает внутреннюю *гастральную* (кишечную) полость и состоит из: *эктодермы* (наружный покров, выполняющий в основном функцию защиты) и *энтодермы* (внутренний слой, выполняющий пищеварительную функцию), между которыми находится студенистый слой — *мезоглея* (секретируется клетками экто- и энтодермы). У многих кишечнополостных имеется также скелет, состоящий из извести (например, коралловые полипы). В эктодерме, особенно в щупальцах, имеются стрекательные клетки (*книдобласты*), контакт с которыми вызывает иногда серьезные ожоги и даже паралич (медуза-крестовик, некоторые актинии). Через ротовое отверстие, окруженное щупальцами, пища попадает в гастральную полость. Пищеварение осуществляется как внутри-, так и внеклеточно. Нервная система диффузного типа. Размножение половое и бесполое (почкование, фрагментация). У некоторых кишечнополостных жизненные циклы сложные, со сменой форм: полипа (сидячая) и меду-

зы (плавающая). При размножении почкованием образуются колонии. Тип кишечнополостных представлен 3 классами: гидроидными, сцифоидными и коралловыми полипами. Представители: гидра, актинии, морское перо, медуза — португальский кораблик, различные кораллы.

8.6.2. Класс гидроидные

В этом классе поколение полипов преобладает над поколением медуз.

Наиболее известен пресноводный полип гидра (рис. 8.6). Тело состоит из мешкообразного туловища, подошвы и щупалец, окружающих ротовое отверстие, которое ведет в кишечную полость. Тело двухслойно. В эктодерме присутствуют покровно-мускульные, нервные, железистые и стрекательные клетки (большинство их локализовано на щупальцах, которые выполняют функции защиты и нападения). Энтодерму образуют небольшое количество покровно-мускульных и нервных клеток, основную массу составляют пищеварительные клетки.

Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Пищеварение главным образом внутриклеточное. Оно осу-

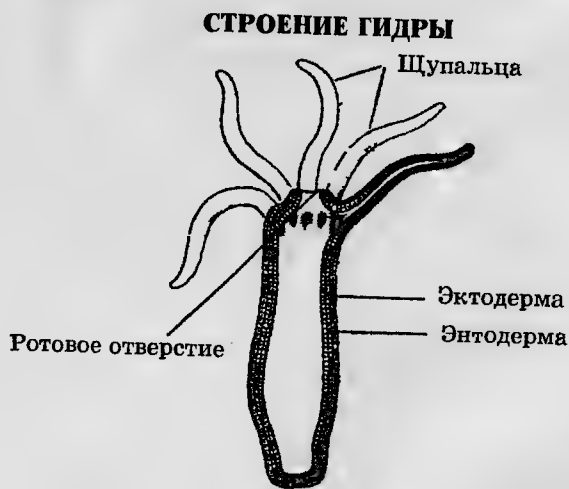


Рис. 8.6

ществляется клетками энтодермы, поглощающими пищу путем эндоцитоза. Тем не менее некоторые клетки выделяют в полость кишки пищеварительные ферменты. Непереваренные остатки из клеток выбрасываются в полость тела, из которой током воды удаляются через рот.

Нервная система примитивная, диффузного типа, состоит из разбросанных по всему телу нервных клеток.

Благодаря сокращению волокон (выростов покровно-мускульных клеток) полип способен совершать движения.

Бесполое размножение полипов осуществляется почкованием.

Медуза напоминает перевернутый и сильно сплюснутый полип. Мезоглея развита гораздо сильнее и, по сути, представляет основное содержимое медузы. Пищеварительная система более сложная — она разветвлена. Передвижение медуз в воде осуществляется по реактивному принципу. В отличие от полипов, есть примитивные органы фоторецепции, способные дифференцировать степень освещения, и *статоцисты* — органы равновесия. Размножаются половым путем.

8.7. Тип плоские черви

8.7.1. Общая характеристика

Для плоских червей, как и для двух следующих типов (круглых и кольчатых червей), характерны нижеперечисленные особенности:

1. Наличие переднего конца тела, с расположенными на нем основными органами чувств: зрения, осязания, обоняния и др., что позволяет этим животным лучше ориентироваться в пространстве и совершать направленные движения.
2. Двусторонняя симметрия.
3. Появление в процессе развития третьего зародышевого листка (мезодермы), закладывающегося между экто- и энтодермой; это привело к развитию мышечной системы (имеет мезодермальное происхождение), а значит, к увеличению двигательной активности.

4. Наличие кожно-мускульного мешка, т. е. стенки тела, образованной кожным эпителием и мышцами, которые представляют собой обособленные образования.

Помимо этого, собственно для плоских червей характерно следующее:

1. Полость тела отсутствует, а внутренние органы помещаются непосредственно в паренхиме мезодермального происхождения (мезенхиме).
2. Пищеварительная система представлена либо замкнутым пищеварительным мешком, состоящим из глотки и кишечника без анального отверстия, либо отдельными пищеварительными клетками или их скоплениями, свободно лежащими в мезенхиме.
3. Нервная система состоит из одного-двух нервных узлов (ганглиев) в передней части тела и продольных нервных стволов, связанных поперечными кольцевыми перемычками — коннективами.
4. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют; газообмен происходит непосредственно через поверхность тела; помимо аэробного дыхания, свойственного свободноживущим формам, у паразитов отмечено анаэробное дыхание, при этом основным способом получения энергии служит гликолиз.
5. Выделительная система представлена так называемыми протонефридиями — каналами, слепо начинающимися в мезенхиме и расположенными с двух сторон от предполагаемой оси симметрии, т. е. по бокам тела.
6. Половая система, за небольшим исключением, гермафродитная, как правило, сложно устроена.

Тип насчитывает около 12 500 видов и включает 4 класса:

- ◆ турбеллярии, или ресничные черви;
- ◆ моногенетические сосальщики;
- ◆ трематоды;
- ◆ ленточные черви.

Рассмотрим характеристику ресничных и ленточных червей.

8.7.2. Класс ресничные черви

Насчитывается около 3500 видов, относящихся к этому классу. Это исключительно свободноживущие животные (хищники), ведущие водный образ жизни. Среди них есть как пресноводные, так и морские формы.

Особенности строения и жизнедеятельности ресничных червей рассмотрим на примере *молочной планарии* (рис. 8.7). Эти животные обитают преимущественно в стоячих или медленно текущих водоемах, предпочитая чистую, богатую кислородом воду (однако могут встречаться и в несколько загрязненных водоемах, например в лужах), при этом держатся в затененных местах у дна. Планарии — хищники. Пищей им служат различные водные беспозвоночные: дафнии, личинки циклопов и других ракообразных, а также в некоторых случаях икра и мальки рыб, яйца моллюсков и др. Поскольку ротовое отверстие у планарии располагается на брюшной стороне, при захвате жертвы она как бы накрывает ее собственным телом.

Планарии достигают 26 мм в длину. Их тело уплощено, задний конец заострен. На головном конце по бокам располагаются 2 небольших щупальца, а также не-

МОЛОЧНАЯ ПЛАНАРИЯ



Рис. 8.7

большие глазки черного цвета (у других видов турбеллярий иногда отсутствуют) и органы химического чувства.

Тело планарий очень гибкое, покрыто множеством ресничек (отсюда название класса), поэтому они могут передвигаться как за счет сокращения мышц, так и в результате биения ресничек.

Кожно-мускульный мешок планарии состоит из наружного эпителия и мускулатуры. Эпителий образован продолговатыми клетками, несущими реснички. По всей поверхности тела эпителиальный слой пронизывают протоки многочисленных желез, выделяющих клейкий секрет, с помощью которого животное прикрепляется к субстрату. Кроме того, благодаря клейким выделениям мелкие беспозвоночные, мальки рыб и др. приклеиваются к поверхности тела планарии, становясь ее добычей.

Под эпителием располагается опорная (или базальная) мембрана. С внутренней стороны к ней прилежит мышечная система, представленная тремя группами гладких мышц. Ближе к поверхности тела расположены *кольцевые* мышцы, а под ними *продольные* и *косонаправленные*. Кроме того, с верхней стороны тела планарии к ее нижней стороне тянутся поперечные спиннобрюшные мышцы (к кожно-мускульному мешку не относятся), при сокращении которых тело сплющивается. Таким образом, наличие сложноорганизованной мышечной системы обеспечивает исключительную пластичность тела и большую подвижность планарий.

Как уже отмечалось ранее, у всех плоских червей полость тела отсутствует, а все внутренние органы помещаются в паренхиматозной ткани мезодермального происхождения, называемой мезенхимой. Она мало дифференцирована, практически однородна и состоит из клеток неправильной формы, имеющих особые отростки. Соседние клетки переплетаются этими отростками, и таким образом формируется сетчатая структура. Пространства между клетками заполнены жидкостью. В мезенхиме накапливаются запасные питательные вещества (гликоген, жиры), сюда поступают продукты метаболизма, выводящиеся затем по каналам протонефридиев на-

ружу (см. ниже). Всем известная высокая способность планарий (как и других плоских червей) к регенерации также обеспечивается за счет клеток мезенхимы. Первично слабо дифференцированные клетки этой ткани в случае повреждения или утраты части тела активно делятся, приобретают черты специализации, и таким образом происходит восстановление. Кроме того, мезенхима выполняет функцию опоры для мышц и служит средой, в которой помещаются все внутренние органы.

Плоским червям вообще, и планарии в частности, свойственна центральная нервная система, представленная парой головных ганглиев (нервных узлов), с отходящими от них нервными стволами (более мощными на брюшной стороне тела и менее развитыми на спинной) и их боковыми ответвлениями.

Строение пищеварительной системы является важным признаком, учитываемым при классификации ресничных червей. Пищеварительная система планарии представлена глоткой и трехветвистым кишечником. На нижней стороне тела находится ротовое отверстие, ведущее в особую карманообразную полость, в которой помещается мускулистая глотка, способная выдвигаться наружу. Посредством глотки планария может захватывать частицы пищи. При этом, если позволяют размеры, пища попадает через ротовое отверстие в кишечник. Если же добыча велика, то во внешнюю среду выделяются пищеварительные ферменты и пища подвергается наружному внеклеточному пищеварению.

Многочисленные мелкие ответвления кишечника пронизывают практически все тело животного и подходят ко всем основным органам, что в отсутствие кровеносной системы способствует поступлению в них необходимых питательных веществ. Полость кишечника выстлана однослойным эпителием, образованным клетками, способными захватывать частицы пищи (фагоцитировать). Таким образом осуществляется внутриклеточное пищеварение. Анального отверстия нет, поэтому непереваренные частицы выбрасываются через рот.

Как уже отмечалось, специализированные органы дыхания и кровеносная система отсутствуют.

Выделение из организма продуктов метаболизма осуществляется посредством особых выделительных органов — *протонефридиев*. Они представляют собой каналы на одном конце (лежащем в мезенхиме), слепо замкнутые терминальными клетками с ресничным пламенем, обращенным в полость канала; а на противоположном — открывающиеся наружу через выделительные поры.

Планарии — гермафродиты, т. е. одна и та же особь несет как мужские, так и женские половые органы. Основной способ размножения — половой.

Мужская половая система представлена многочисленными мешочковидными или пузыревидными семенниками, которые располагаются по бокам тела. От них отходят семявыводящие каналы, впадающие в семяпроводы, а те в свою очередь сливаются в семенной пузырь. От семенного пузыря отходит семяизвергательный канал, открывающийся в совокупительный орган (цирус).

Женская половая система состоит из двух яичников, яйцеводов, скорлуповых желез и желточников, в которых образуются желточные клетки. В половую клоаку, куда открываются яйцеводы, поступают так называемые «сложные яйца», состоящие из яйцеклетки, облепленной желточными клетками.

Помимо этого, у планарии имеется также половая (копулятивная) сумка. Оплодотворение у планарий перекрестное. Две совокупляющиеся особи вводят совокупительные органы в копулятивные сумки друг друга. Из копулятивных сумок семя попадает в половые клоаки, куда поступают сложные яйца, где и происходит оплодотворение. После этого яйца покрываются плотными оболочками и образуются коконы, которые животные прикрепляют к различным подводным предметам.

У молочной планарии из кокона выходят молодые животные, похожие на взрослую особь. Однако у многих других представителей этого класса развитие может сопровождаться метаморфозом, тогда из кокона выходит личинка, лишь спустя некоторое время превращающаяся во взрослое животное.

8.7.3. Класс ленточные черви

К этому классу принадлежит около 3300 видов. Все его представители ведут паразитический образ жизни. При этом половозрелые особи обитают в кишечнике различных позвоночных, а личинки поселяются в организме некоторых беспозвоночных или позвоночных, относящихся к другому виду. Таким образом, для ленточных червей характерна смена хозяев — *основного* и *промежуточного*.

У ленточных червей плоское, длинное тело, достигающее иногда 10—20 м в длину, и всего лишь нескольких миллиметров в ширину. Часто тело имеет явно членистое строение и состоит из большого числа члеников (*проглоттид*) (рис. 8.8).

В связи с тем, что это паразитические животные, в их организации отмечаются черты значительной редукции отдельных органов и их систем, а также некоторые черты специализации. Так, например, передняя часть тела, или головка (сколекс), снабжена различными приспособлениями, позволяющими паразиту удерживаться в теле своего хозяина, несмотря на перистальтические движения кишечника и постоянный ток жидкостей в полостях многих органов. К числу таких приспособлений относятся органы прикрепления — различные присоски и крючки.

В связи с тем, что ленточные черви обитают в пищеварительной системе, в качестве защитного приспособления к действию протеолитических ферментов развивается кутикула, под которой залегает слой эпителия. Непосредственно к эпителию прилегает слой кольцевых мышц. Под ним располагается продольная мускулатура.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ СВИНОГО ЦЕПНЯ (ФРАГМЕНТ)



Рис. 8.8

Кроме того, брюшная и спинная стороны соединяются пучками спино-брюшных поперечных мышечных волокон. Все внутреннее пространство кожно-мускульного мешка заполнено рыхлой мезенхимой. Относительное постоянство среды в теле хозяина привело к редукции практически всех систем органов, за исключением половой.

Нервная система развита слабо. В головке помещается центральный нервный узел, от которого отходят несколько стволов, из которых хорошо развиты только два. Они проходят вдоль всего тела по бокам члеников. Между собой нервные стволы связаны комиссурами. Органы чувств отсутствуют.

Значительное количество часто полностью переваренной пищи в кишечнике хозяина привело к полной редукции пищеварительной системы и отсутствию собственных пищеварительных ферментов. Поглощение питательных веществ происходит путем всасывания всей поверхностью тела (этому способствуют многочисленные ворсинки, образованные кутикулярным слоем). Питательные вещества поступают в клетки мезенхимы, где могут откладываться в виде гликогена.

Поскольку ленточные черви живут в практически бескислородной среде, для них характерен анаэробный обмен по типу гликолиза. При этом основным источником энергии является гликоген мезенхимных клеток.

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

Выделительная система протонефридиального типа (см. выше). Выделительные каналы в каждом членике впадают в 4 продольных канала, которые тянутся по бокам тела червя и в последнем членике открываются общей порой.

Половая система хорошо развита, как правило, гермафродитна. Интересно то, что как мужские, так и женские половые органы расположены в каждом членике (за исключением головки и нескольких первых проглоттид) и не связаны с половыми органами других члеников. Каждый отдельный членик червя, следовательно, представляет самостоятельную репродуктивную систему.

В некоторых случаях половая система в члениках бывает удвоена, что повышает плодовитость.

Мужская половая система представлена семенниками в виде пузырьков, от которых отходят семенные каналы, сливающиеся и образующие семяпровод. Конечная часть семяпровода образует мужской совокупительный орган (циррус) с половым отверстием, лежащий в совокупительном мешке, из которого он может выворачиваться в половую клоаку, куда также открывается и женское половое отверстие.

Женская половая система состоит из яичников, яйцевода и соединенной с ним трубкой влагалища. Последняя имеет расширенную часть — семяприемник (здесь хранятся сперматозоиды после копуляции) и заканчивается женским половым отверстием, открывающимся, как и мужское, в половую клоаку. Помимо этого имеются также добавочные железы — желточные и скорлуповые.

Среди ленточных червей распространено самооплодотворение. Проходя через семенник, яйца оплодотворяются. Затем, получив необходимые питательные вещества в виде желтка, покрытые скорлупой сформированные яйца поступают в матку. По мере наполнения яйцами она разрастается и начинает занимать практически весь объем членика. Наиболее удаленные от головки проглоттиды со зрелыми яйцами отделяются и выводятся наружу вместе с каловыми массами хозяина.

Большая плодовитость и автономность полового аппарата в каждом членике, а также самооплодотворение являются приспособлениями к паразитическому образу жизни.

Жизненный цикл ленточных червей рассмотрим на примере бычьего цепня. Зрелые членики, наполненные яйцами, отделяются от тела паразита и вместе с каловыми массами человека (он является *основным хозяином*) выводятся наружу. К этому времени внутри яйца под яйцевыми оболочками развивается личинка, несущая 6 крючьев, — онкосфера. В случае, если яйца паразита попадают на траву или в сено, они могут быть проглочены скотом (*промежуточный хозяин*). При попадании в

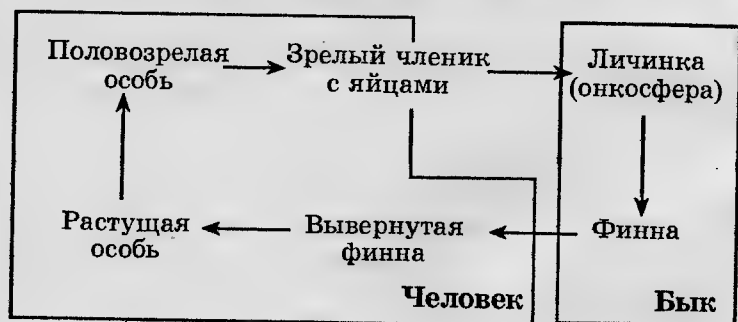
желудок яйцевые оболочки разрушаются, а онкосфера выходит в его полость и через слизистую оболочку тонкого кишечника проникает в кровяное русло. С током крови онкосферы разносятся по организму животного и попадают во все жизненно важные органы (печень, сердце, легкие и т. д.). Здесь онкосфера превращается в финну — пузырь, заполненный жидкостью, внутри которого ввернута головка паразита.

При употреблении в пищу полусырого, недостаточно прожаренного или плохо сваренного финнозного мяса, финна попадает в желудок человека (своего основного хозяина), головка ее выворачивается наружу и с помощью присосок закрепляется на стенках тонкого кишечника. После этого начинается рост червя: новые членики образуются у основания шейки и постепенно отодвигаются назад. С течением некоторого времени концевые членики созревают, наполняются яйцами, отделяются, и цикл замыкается.

Бычий цепень, как и все другие паразитические ленточные черви, наносит здоровью хозяина огромный вред, вызывая малокровие, общую интоксикацию организма, истощение, что может привести даже к смерти.

Из других наиболее опасных паразитов человека следует назвать эхинококка, свиного цепня, альвеококка.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ НА ПРИМЕРЕ БЫЧЬЕГО ЦЕПНЯ



8.8. Тип круглые черви

8.8.1. Общая характеристика

Круглые черви, в отличие от предыдущей группы, являются первичнополостными животными. У них развивается первичная полость тела, заполненная жидкостью и выполняющая роль гидроскелета. В первичной полости (протоцеле) помещаются все внутренние органы. Необходимо отметить, что круглые черви — это более высокоорганизованная группа животных, обладающая рядом прогрессивных черт организации по сравнению с предыдущими типами.

Пищеварительная система имеет более сложное строение (развивается задняя кишка и заднепроходное отверстие — так называемая порошица) и выполняет моторную и железистую функции.

Нервная система также более прогрессивного строения. В передней части тела имеется окологлоточное нервное кольцо, от которого отходят нервные стволы, соединенные комиссурами.

Кроме того, для представителей этого типа характерно отсутствие кольцевой мускулатуры и мезенхимной ткани, постоянство клеточного состава, отсутствие способности восстанавливать (регенерировать) утраченные части тела.

Круглые черви — один из самых многочисленных типов животных. Он насчитывает более 25 тыс. видов, ведущих как свободный, так и паразитический образ жизни. К этой группе принадлежит 5 классов:

- ◆ брюхоресничные;
- ◆ собственно круглые черви (или нематоды);
- ◆ волосатиковые;
- ◆ коловратки;
- ◆ скребни.

Рассмотрим особенности организации и образа жизни представителей класса нематоды.

8.8.2. Класс собственно круглые черви (нематоды)

Класс насчитывает около 5 тыс. видов, но число их постоянно увеличивается из-за открытия новых видов. Среди них встречаются как свободноживущие формы, обитающие в самых различных местах (в соленой океанической воде, пресных водоемах, в почве), так и паразиты животных, человека и растений.

ВНЕШНИЙ ВИД КРУГЛОГО ЧЕРВЯ (АСКАРИДА)

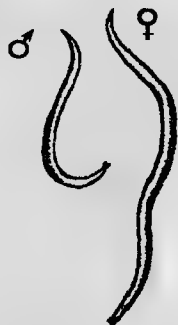


Рис. 8.9

Тело у нематод вытянутое (рис. 8.9), типично червеобразное нитевидное или вытянуто-веретеновидное, на поперечном срезе круглое (отсюда название типа). Сверху оно покрыто очень прочной и эластичной кутикулой. Под ней располагается слой эпителия, образующего боковые, спинные и брюшные валики. Внутри боковых валиков могут помещаться органы выделения.

Мускулатура представлена только продольными волокнами, а кольцевые, как уже отмечалось, отсутствуют, что, по-видимому, связано с возникновением у этих

животных первичной полости тела, выполняющей функции гидроскелета. Более того, и продольная мускулатура никогда не образует сплошного массива, а состоит из 4 лент. Эти ленты разделяются эпителиальными валиками.

Особенностью круглых червей является то, что мышечные клетки образуют нитевидные отростки, подходящие к нервным стволам. Кроме того, мышечные клетки удлинены и сориентированы в одном направлении, что позволяет синхронизировать процессы сокращения и расслабления и способствует совершению более сложных движений.

Непосредственно под мышечной системой располагается первичная полость тела, заполненная жидкостью

и не имеющая собственной тканевой выстилки в отличие от вторичной полости (см. ниже). Все внутренние органы и их системы заключены в первичную полость и омываются полостной жидкостью.

Нервная система состоит в основном из нервных стволов, соединенных полукольцевыми перемычками — комиссурами. Различают более мощный брюшной и менее развитый спинной ствол. В передней части тела, на головном конце, имеется окологлоточная комиссура (окологлоточное нервное кольцо), охватывающая переднюю часть пищеварительной трубки.

Органы чувств развиты слабо. К ним относятся осязательные бугорки (папиллы), расположенные вокруг рта и анального отверстия у самцов, что позволяет им ориентироваться при спаривании. На головном конце сконцентрированы также органы химического чувства (амфиды) и примитивные глаза в виде пигментных пятен.

Пищеварительная система имеет достаточно сложное строение. Ротовое отверстие окружено губами и располагается на переднем конце тела. Выделяют 3 отдела кишечника: передний, средний и задний. Передний отдел (или глотка) подразделяется на ротовую полость и пищевод. В ротовой полости могут помещаться различные придатки, обеспечивающие прокалывание покровов жертвы или стенок органов хозяев. Клетки пищевода выделяют ферменты, обеспечивающие переваривание пищи. Среднему отделу кишечника соответствует средняя, а заднему — задняя кишка, открывающаяся заднепроходным отверстием (анусом).

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Поглощение кислорода осуществляется всей поверхностью тела. В клетках эпителия содержится гемоглобин.

Выделительная система представлена экскреторными боковыми каналами, заключенными в эпидермальных боковых валиках (см. выше). Эти каналы сливаются в передней части тела в общий выводной проток, открывающийся позади головного конца на брюшной сто-

роне. Помимо этого, имеются эпидермальные железы, связанные с экскреторными боковыми каналами, и фагоцитарные клетки, контактирующие с полостной жидкостью.

Половая система обладает рядом особенностей. Для круглых червей характерна раздельнополость, а в некоторых группах выражен половой диморфизм. Половые органы имеют форму парных трубок, при этом у самок парность сохраняется, а у самцов одна из трубок редуцируется.

Мужская половая система представлена единственным семенником, семяпроводом, соединяющимся с семенным пузырем, который переходит в семяизвергательный канал, открывающийся в заднюю кишку. В последней находится совокупительная сумка с двумя щетинками. При спаривании щетинки раздвигают просвет влагалища, что облегчает осеменение.

Женская половая система представлена двумя яичниками, переходящими в яйцеводы, которые, расширяясь, образуют две трубки матки. Эти трубки соединяются друг с другом, в результате чего образуется влагалище, открывающееся непарным половым отверстием на брюшной стороне. Оплодотворение происходит при спаривании двух особей (мужской и женской), при этом семя впрыскивается во влагалище самки.

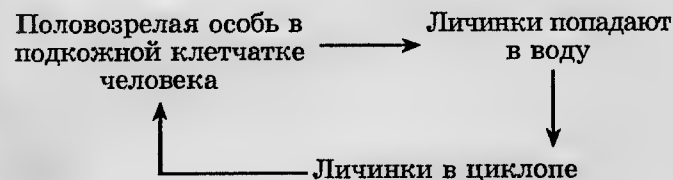
Как уже отмечалось, среди круглых червей известно большое число паразитов животных и растений. Некоторые из них имеют очень небольшие размеры — несколько миллиметров (например, некоторые нематоды), другие же очень крупные и могут достигать более 8 м в длину при диаметре тела 8 мм (например, плацентонема, паразитирующая в плаценте кашалота).

Рассмотрим жизненные циклы наиболее известных паразитов человека: ришты (со сменой хозяев) и аскариды (без смены хозяев).

Жизненный цикл ришты. Этот червь паразитирует в подкожной клетчатке, вызывая образование язв. Половозрелые самки достигают до 40 см в длину, а самцы — 4 см. При омовении пораженных участков кожи и

вскрытии нарывов в воду попадают яйца, из которых выходят личинки. Личинки поедаются плавающими ракообразными (циклопами). Заражение может произойти во время питья грязной воды при проглатывании циклопов. Болезнь широко распространена на Востоке: в Афганистане, Узбекистане, Индии, Пакистане и других странах.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РИШТЫ



Жизненный цикл аскариды. Половозрелые особи живут в тонком кишечнике человека. Самки достигают длины 40 см, самцы — 20 см. Самки откладывают оплодотворенные самцом яйца, которые вместе с каловыми массами выходят наружу во внешнюю среду, где и происходит их дальнейшее развитие. Для его осуществления необходима кислородсодержащая среда и температура ниже 36°C (т. е. ниже температуры человеческого тела). При несоблюдении элементарных гигиенических норм яйца уже с личинками попадают в пищеварительную систему человека. Там личинки окончательно освобождаются от яйцевых оболочек, проникают в кровяное русло, а затем с током крови — в легочные капилляры, бронхи, трахею, глотку и через пищевод — снова в кишечник. Это становится возможным либо в результате передвижений паразита, либо в результате проглатывания после откашливания слизистых масс, содержащих паразита.

Другими очень опасными паразитами человека, вызывающими значительные расстройства здоровья, являются трихинелла, власоглав, кровяная филярия, острица и др. Единственное профилактическое средство в борьбе с этими паразитами — соблюдение элементарных гигиенических норм.

8.9. Тип кольчатые черви, или аннелиды

8.9.1. Общая характеристика

Для кольчатых червей характерно появление следующих черт организации:

1. вторичной полости тела (или целома);
2. кровеносной системы;
3. метамерии (сегментированности тела).

Помимо названных особенностей, играющих важную роль в эволюции животных, кольчатым червям свойственно также:

- ♦ наличие специальных органов движения (параподий);
- ♦ значительное развитие ЦНС, состоящей из надглоточного нервного узла и брюшной нервной цепочки с нервными узлами;
- ♦ наличие замкнутой кровеносной системы;
- ♦ метанефридиальное строение выделительной системы.

К этому типу принадлежит около 8 тыс. видов. Среди кольчатых червей встречаются паразиты, однако основная масса видов — это свободноживущие (наземные, почвенные или водные) организмы. Тип подразделяется на 6 классов:

- ♦ первичные кольчецы;
- ♦ многощетинковые;
- ♦ малощетинковые;
- ♦ пиявки;
- ♦ эхиуриды;
- ♦ сипункулиды.

Рассмотрим особенности организации и образ жизни представителей класса малощетинковых.

8.9.2. Класс малощетинковые

Класс малощетинковые насчитывает около 2500 видов. Среди малощетинковых встречаются как почвенные (например, дождевые черви), так и водные формы (например, трубочник).

Животные, относящиеся к этому классу, имеют удлиненную червеобразную форму тела. Последнее явно сегментировано и состоит из большого числа «колец» (рис. 8.10). Отсюда название типа — кольчатые черви. В поперечном сечении тело округлое, но вместе с тем брюшная сторона несколько уплощена по сравнению со спинной. Тело покрыто плотным кожным покровом, состоящим из кутикулы, под которой залегает слой эпителия. В коже червей имеются многочисленные железы, выделяющие слизь (особенно такие железы развиты у почвенных червей, например, дождевых, так как выделяемый ими секрет облегчает продвижение животных между частицами почвы). Специальные органы передвижения (параподии) у малощетинковых червей отсутствуют, а тело их покрыто снаружи немногочисленными короткими щетинками, например, у дождевых червей на каждом кольце располагаются по 8 щетинок.

Ближе к заднему, более утолщенному, концу тела имеется особое образование, называемое пояском. Оно выделяет слизь, затвердевающую на воздухе и образующую кокон (см. ниже).

Под эпителием располагается мышечная система червя, состоящая из слоев кольцевых мышц и продольных мышц. Непосредственно к продольным мышцам со стороны полости тела примыкает слой целотелия — особой ткани, выстилающей вторичную полость тела (целом) и покрывающей внутреннюю поверхность мышечной системы и поверхность внутренних органов. Ее наличие является важным анатомическим признаком. Слой кутикулы, эпителия, кольцевые и продольные мышцы и целотелия в своей совокупности образуют кожно-мышечный мешок.

Наряду с наружной, у кольчатых червей отмечается также и внутренняя сегментация. Это выражается в наличии особых перегородок между сегментами (диссепиментов), а также в сегментированности внутренних органов: в каждом кольце располагается нервный узел, боковые выпячивания кишечника, кольцевые кровеносные сосуды метанефридии и половые железы.

Целом заполнен жидкостью, в которой взвешены фа-

ПЕРЕДНИЙ КОНЕЦ ТЕЛА ДОЖДЕВОГО ЧЕРВЯ. ВИД СНИЗУ



Рис. 8.10

гоцитирующие клетки, напоминающие амёб. По-видимому, они выполняют защитную функцию, захватывая чужеродные частицы. Целом, кроме того, выполняет функцию опоры (является гидроскелетом, подобно первичной полости круглых червей), а также участвует в процессах размножения, в выделении веществ и их транспорте.

В теле червей целом представлен 2 заполненными жидкостью мешками, ограниченными целотелием. Располагающиеся в центре тела осевые органы, в частности кишечник, обволакиваются с 2 сторон целотелием (с левой стороны, одной из стенок левого мешка, а с правой — правого мешка). В месте соприкосновения целотелия левого и правого мешков, под и над кишечником, возникает продольная двухслойная перегородка — мезентерий, на котором как бы подвешен кишечник. У дождевых червей мезентерий частично редуцируется.

Нервная система представлена окологлоточным нервным кольцом и брюшной нервной цепочкой. Верхняя часть кольца образована 2 нервными ганглиями, от которых вниз отходят кольцевые комиссуры (соединяющиеся под пищеварительной трубкой), при соединении которых образуются парные подглоточные ганглии (узлы). От этих ганглиев берет начало брюшная нервная цепочка, тянущаяся вдоль всего тела. В каждом сегменте она несколько утолщается. В результате брюшная нервная цепочка имеет форму четок. От нервных узлов отходят многочисленные нервы, некоторые из них заканчиваются в коже чувствительными рецепторами, реагирующими на прикосновение, свет, температуру, химические раздражители и т. д. Кольчатые черви — более чувствительны к действию раздражителей, по сравнению с предыдущими группами.

На переднем конце тела располагается ротовое отверстие, переходящее в глотку. Последняя переходит в более узкий пищевод, куда у дождевых червей впадают 3 пары известковых желез, выделяющих щелочной, содержащий известь секрет. Он необходим для нейтрализации гуминовых кислот, в большом количестве содержащихся в перепревших растительных остатках и почвенном гумусе, которым питаются эти животные. Пищевод, расширяясь, переходит в зоб, а за ним начинается один или несколько мускулистых желудков. В желудке пища, как правило, только измельчается. Переваривание же происходит в средней кишке, имеющей метамерную организацию и впячивание на спинной стороне (тифлосоль), увеличивающее всасывательную поверх-

ность. Задняя кишка такого впячивания не имеет. Из этой части кишечника непереваренные остатки выводятся во внешнюю среду через анальное отверстие.

Кровеносная система замкнута, настоящего сердца нет, а передвижение крови по сосудам осуществляется за счет пульсации их стенок. Различают спинной и брюшной сосуды, соединенные кольцевыми перемышками (кольцевыми сосудами). Таким образом, кровеносная система также имеет метамерную организацию. От основных сосудов отходят боковые, которые сильно разветвляются и в конечном итоге образуют густую сеть капилляров. Густая сеть сосудов и капилляров, оплетающая кишечник, называется кишечным сплетением. В передней части тела кольцевые сосуды имеют сильно утолщенные стенки. Такие сосуды называют «сердцами», хотя, еще раз заметим, кольчатые черви не имеют настоящего сердца.

Дыхание у малощетинковых червей осуществляется через кожу. Настоящих органов дыхания у них нет. Что касается многощетинковых, то они имеют своеобразные, сильно рассеченные кожные выросты — жаберы, позволяющие им дышать в богатой кислородом морской и океанической воде.

Выделительная система представлена целомодуктами, которые есть в каждом сегменте тела. Целомодукты начинаются нефростомами, представляющими собой ресничные воронки, открывающиеся в целомическую полость. От нефростома отходит канал, пронизывающий перегородку между сегментами (диссепимент) и открывающийся наружу в следующем сегменте. Таким образом, продукты метаболизма, поступающие в целомическую полость через нефростомы и каналы, выводятся из организма.

Половая система кольчатых червей может быть как раздельнополой, так и гермафродитной. Для малощетинковых червей, и в частности, для дождевых червей, характерен гермафродитизм. Половые железы располагаются в определенных сегментах тела. У дождевого червя

в 10 и 11 сегментах помещаются по паре семенников, лежащих на брюшной стороне. От семенников берут начало семявыносящие каналы, переходящие в семяпроводы, открывающиеся на брюшной стороне тела червя. Яичники мелкие, локализуются у дождевых червей в 13-м сегменте. Здесь же располагаются воронки яйцеводов, гомологичные нефростомам (см. выше). Каналы яйцеводов продолжают через межсегментную перегородку, проникают в следующий членик (у дождевых червей в 14-й) и там открываются наружу половыми отверстиями также на брюшной стороне.

Оплодотворение у гермафродитных малощетинковых перекрестное. Две копулирующие особи соединяются брюшными поверхностями тела. В это время поясok выделяет слизь, которая быстро затвердевает и образует муфту. По мере продвижения муфты вдоль тел спаривающихся особей в нее вначале откладываются яйца, оплодотворяемые затем семенной жидкостью. После этого черви выползают из муфты, и она превращается в кокон. Все развитие яиц происходит внутри кокона. Из него выходят уже хорошо сформированные молодые животные.

Водные малощетинковые черви зарываются в богатый органическими остатками ил небольших водоемов или луж, часто сильно загрязненных. Так, например, трубочник (тубифекс) в большом количестве встречается даже в городских канализационных системах. Что касается наземных малощетинковых, то это, как правило, почвенные обитатели, питающиеся растительными остатками.

Дождевые черви приносят большую пользу, постоянно разрыхляя почву и способствуя тем самым ее аэрированию. Пропуская большие количества почвы через свою пищеварительную систему, они улучшают ее механический состав, уничтожают накапливающиеся в ней растительные остатки, способствуют ускорению минерализации органических веществ и таким образом повышают плодородие почвы.

8.10. Тип моллюски (или мягкотелые)

8.10.1. Общая характеристика

Для моллюсков характерны следующие особенности организации:

1. Не выражена сегментация тела, что является признаком специализации, поскольку у предковых форм тело было поделено на более или менее однородные сегменты.
2. Вторичная полость тела практически полностью редуцируется; она представлена лишь окологердечной сумкой (перикардом) и полостями половых желез.
3. Внутреннее пространство представлено полостью, соответствующей первичной полости тела.
4. У большинства форм тело покрыто раковиной и состоит из внутренностного мешка, головы и ноги.
5. Хорошо развита мускулатура тела, имеется особый орган движения — нога.
6. Имеется свисающая со спинной стороны и одевающая тело с боков складка кожи — мантия; пространство между мантией и внутренностным мешком называется мантийной полостью.
7. Хорошо развита ЦНС, представленная нервными узлами или тяжами; вследствие того, что сегментация тела не выражена, наблюдается концентрация нервных узлов и цефализация (т. е. сосредоточение нервных узлов на головном конце тела).
8. Отмечается высокий уровень организации органов чувств.
9. Кровеносная система незамкнутого типа, развито настоящее сердце, состоящее из одного, двух или четырех предсердий и 1 или 2 желудочков.
10. Дыхательная система представлена либо жабрами (у водных форм), либо легкими (у наземных брюхоногих).
11. Пищеварительная система состоит из глотки, пищевода, желудка и петлеобразно (V-образно) изогнутого кишечника, открывающегося в мантийную полость анальным отверстием.

12. Отличительной особенностью является наличие особых пищеварительных желез, из которых наиболее крупная — печень.
13. У большинства моллюсков в глотке помещается особый орган — терка (радула), с помощью которого животные счищают водорослевые обрастания или перетирают кусочки пищи. Имеется также приспособление для активного захвата — челюсти; они у некоторых групп бывают довольно сильно развиты (например, подобные клюву попугая челюсти головоногих).
14. Выделительная система представлена почками, которые, с одной стороны открываются в полость окологердечной сумки, а с другой — в мантийную полость;
15. Половая система может быть гермафродитного типа, однако среди моллюсков есть и раздельнополые животные.

По различным данным, в мире насчитывается от 80 до 150 тыс. видов моллюсков, населяющих самые разнообразные местообитания. Среди них есть как водные (морские и пресноводные), так и наземные (главным образом в классе брюхоногие) виды. Представители класса головоногих, по сравнению с другими беспозвоночными, обладают более высоким уровнем организации ЦНС с развитием ассоциативных зон в мозге и в этой связи могут быть сравнимы с некоторыми высокоразвитыми млекопитающими.

Тип моллюски разделяется на 7 классов:

- ◆ панцирные;
- ◆ бороздчатобрюхие;
- ◆ моноплакофоры;
- ◆ брюхоногие;
- ◆ лопатоногие;
- ◆ двустворчатые;
- ◆ головоногие.

В данной книге нами будут рассмотрены только 2 из них — *брюхоногие* и *двустворчатые* моллюски, так как представители именно этих групп имеют широкое распространение в нашей стране и наиболее известны читателю.

8.10.2. Класс брюхоногие

К этому классу относятся такие всем хорошо известные моллюски, как виноградная улитка, слизни, прудовик, ампулярия, рапан и др. Осветим некоторые общие вопросы, связанные с организацией и образом жизни этих животных.

Тело брюхоногих, как правило, асимметрично, т. е. вдоль тела нельзя провести ось симметрии, которая бы «рассекла» его на 2 равные части. Асимметричность особенно четко видна на анатомическом уровне. Например, первично парные органы предков у брюхоногих представлены в единственном числе (например, всего лишь 1 половая железа, 1 почка, 1 предсердие и т. д.).

Тело обычно состоит из головы, ноги, внутренностного мешка, мантии, образующей мантийную полость, и раковины (рис. 8.11). Раковина, как правило, хорошо развита, спирально закручена (в подавляющем большинстве случаев вправо), но иногда может быть частично или полностью редуцирована (например, у слизней). Внутренностный мешок полностью скрыт в раковине, а из ее устья выступают только нога и голова. Раковина формируется при участии мантии и представляет собой известковое образование. Различают 3 основных слоя раковины:

- ♦ наружный (образован особыми белковыми веществами);
- ♦ средний — фарфоровый, или призматический (образован известью);
- ♦ внутренний — перламутровый (также известковый, однако расположение кристаллов здесь несколько иное, чем в среднем слое).

Нога обычно очень хорошо развита, мускулистая, с широкой подошвой, которая обильно увлажнена слизью, выделяемой кожными железами. Благодаря такому устройству ноги брюхоногие могут передвигаться даже по совершенно гладким поверхностям.

Голова обособлена и несет две пары щупалец. Верхние, более длинные, являются органами зрения, так как заканчиваются глазами, а нижние, более короткие, пред-

ВИНОГРАДНАЯ УЛИТКА



Рис. 8.11

ставляют собой органы осязания. Ротовое отверстие также располагается на голове. Между стенкой внутренностного мешка и мантией находится мантийная полость, где располагается анальное отверстие, выводное отверстие почки, протоки половых желез, находятся жабры (у жабродышащих) или легкие (у легочных). Мантийная полость открывается дыхательным отверстием. У некоторых брюхоногих на верхней стороне ноги имеется крышечка. В случае опасности животное прячет в раковине голову и ногу, при втягивании последней крышечка закрывает устье раковины.

Нервная система может быть либо стволового типа (у низших форм) — состоит из нервных тяжей, равномерно расположенных нервных клеток, либо узлового типа — представлена рядом узлов, в которых концентрируется основная масса нервных клеток, соединенных тяжами нервных волокон (комиссурами и коннективами).

Пищеварительная система представлена ротовой полостью, глоткой, пищеводом, средним и задним отделами кишечника, печенью и другими железами. В глотке моллюсков имеется терка (радула), усаженная множеством зубцов. У брюхоногих это образование хорошо развито. Помимо радулы у брюхоногих имеется челюсть (например, у виноградной улитки). В глотку открывается пара протоков слюнных желез. Задняя часть пищевода расширяется и образует зоб. Средняя часть кишечника

ка представлена желудком и собственно средней кишкой, которая образует V-образный изгиб. В среднюю кишку открываются печеночные протоки, а собственно тело железы (печени) окружает со всех сторон желудок и занимает все верхние обороты раковины, повторяя их форму. Появление пищеварительных желез, в особенности печени, рассматривают как один из важнейших ароморфозов в эволюции животного царства. Ферменты, выделяемые этими железами, способствуют более полному усвоению пищи, что дает большое преимущество в борьбе за существование по сравнению с другими низшими формами, не имеющими специализированных пищеварительных желез. Задняя кишка оканчивается анальным отверстием, открывающимся на передней части тела в мантийную полость.

Кровеносная система не замкнута и состоит обычно из двухкамерного (вследствие вторичной редукции одного предсердия) сердца и сосудов: 1) приносящих кровь в сердце — вен; 2) артерий, по которым кровь движется от сердца ко всем органам тела; 3) капилляров.

Дыхательная система может быть представлена либо жабрами (так называемыми ктенидиями), по строению напоминающими гребни, либо легкими, представляющими собой пронизанный кровеносными сосудами участок мантии в мантийной полости. При этом, вследствие асимметричности тела, брюхоногие имеют всего лишь одну жабру или легкое. Кислород из мантийной полости просто диффундирует через стенки сосудов в кровяное русло, а углекислый газ, аммиак и другие продукты обмена, наоборот, в мантийную полость, сообщающуюся с внешним миром посредством дыхательного отверстия.

У некоторых водных моллюсков, дышащих атмосферным воздухом (имеющих легкие), часть мантии с дыхательным отверстием может вытягиваться в длину, при этом образуется дыхательная трубка, выступающая над поверхностью воды. С ее помощью находящийся в воде моллюск дышит атмосферным воздухом. Это явление наблюдается, например, у южноамериканского моллюска ампулярии. Целом представлен полостью около-

сердечной сумки (перикард) и полостями половых желез.

Выделение продуктов жизнедеятельности осуществляются почкой (это также непарный орган). С одного конца почка открывается воронковидным отверстием со множеством ресничек (подобно нефростому протонефридиев (см. выше)) в перикардную полость, а с другого — выводным отверстием в мантийную полость рядом с анальным отверстием. При этом сам канал почки тесно переплетен с сосудами кровеносной системы, из которых в него диффундируют продукты метаболизма.

Половая система может иметь сложную организацию. Среди брюхоногих встречаются как гермафродиты, так и раздельнополые животные. У гермафродитных форм, к которым относятся наземные моллюски, половая система представлена гермафродитной железой, от которой отходит гермафродитный проток, разделяющийся на яйцевод и семяпровод. В ней образуются как сперматозоиды, так и яйцеклетки. Яйцевод в средней части расширяется, туда впадает проток белковой железы. Затем он переходит в матку, куда открываются протоки семяприемника и пальцевидных желез, выделяющих скорлупу яйца. Мужская часть половой системы представлена семяпроводом, впадающим в совокупительный орган. И совокупительный орган, и матка, переходящая во влагалище, открываются в особую полость — половую клоаку. У наземных гермафродитных брюхоногих (виноградной улитки) имеется и так называемый «мешок любовных стрел». Оплодотворение у гермафродитных форм перекрестное. Во время спаривания партнеры выстреливают друг в друга известковыми иголочками, образовавшимися в «мешке любовных стрел», что, по-видимому, возбуждает их половое чувство. Образовавшиеся после оплодотворения яйца (у наземных форм защищенные плотными покровами — скорлупой), из которых затем выводятся вполне развитые молодые моллюски, животные откладывают на различные субстраты. У водных брюхоногих из яйца выходит личинка — велигер, которая в дальнейшем превращается (метаморфоз) во взрослое животное.

8.10.3. Класс двустворчатые

Представители этого класса также хорошо известны читателю. Это, например, беззубка, перловица, различные гребешки, мидии, устрицы, а также гигантские тридакны, достигающие в длину 1,4 м и общего веса 200 кг. Все двустворчатые моллюски — это исключительно водные, высокоспециализированные формы, отличающиеся по ряду признаков от брюхоногих моллюсков. Раковина у них двустворчатая, при этом створки лежат по бокам тела. Это билатерально-симметричные животные, т. е. ось симметрии, проведенная вдоль тела, делит его на 2 зеркально одинаковые половины. Билатеральность выражена как на внешнем, так и на внутреннем (наличие парных органов и образований) уровнях. У этих животных отсутствует голова, нога хорошо развита и не имеет подошвы. Складки мантии сростаются, мантийная полость открывается 2 сифонами: входящим и выводящим (рис. 8.12).

Нервная система представлена 3 парами узлов, органы чувств развиты слабо.

Пищеварительная система состоит из пищевода, открывающегося ротовым отверстием (глотка не выражена, а радула и челюсти отсутствуют, так как эти моллюски питаются, в основном отфильтровывая частицы пищи из воды и желудка, окруженного печенью. От желудка отходит кишка, заканчивающаяся анальным отверстием на заднем конце тела у выводящего сифона.

ДУВСТВОРЧАТЫЙ МОЛЛЮСК БЕЗЗУБКА

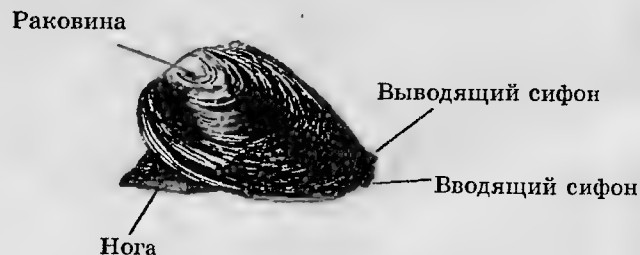


Рис. 8.12

Таблица 8.1

Сравнительная характеристика брюхоногих и двустворчатых моллюсков

Признак	Класс брюхоногие	Класс двустворчатые
Симметрия	асимметричны	билатерально симметричны
Голова	хорошо развита	нет
Нога	хорошо развита с обширной ползательной подошвой	хорошо развита в форме кия
Раковина	спирально закрученная, коническая, имеет устье	двустворчатая, расположена по бокам тела, створки соединены лигаментом
Нервная система	узлового или, реже, ствольного типа; 4 пары узлов и 1 — непарный	узлового типа, 3 пары узлов
Органы чувств	хорошо развиты	слабо развиты
Пищеварит. система:		
глотка	всегда имеется	нет
радула	всегда имеется	нет
челюсти	имеются	нет
Расположение анального отверстия	на переднем конце тела	на заднем конце тела
Кровеносная система	незамкнутая	незамкнутая
Строение сердца	в большинстве случаев двухкамерное (редуцируется одно предсердие)	трехкамерное
Дыхательная система	либо легкое, либо одна жабра гребневидная (ктекиндия)	только жабры: пара перистых или нитевидных жабр
Целом	полость перикарда и гонад	полость перикарда и гонад
Выделительная система	одна почка	пара почек
Половая система	раздельнополые или гермафродиты; половые железы — одинарные, у гермафродитов — гермафродитная железа	раздельнополые, парные половые железы
Развитие	без метаморфоза (наземные) или с метаморфозом: свободноплавающая личинка — велигер	с метаморфозом: личинка — глохий, паразитирующий на рыбах

Кровеносная система не замкнута. Она состоит из трехкамерного сердца (2 предсердия + 1 желудочек), артерий, вен и капилляров.

Дыхательная система представлена парными жабрами, помещающимися в мантийной полости. Целом (так же как и у брюхоногих) представлен полостью перикарда и половых желез. Почки у двустворчатых парные. Эти животные раздельнополы, половые железы парные, и их протоки открываются в мантийную полость. Развитие происходит с метаморфозом. Личинки (глохидии) паразитируют на жабрах и коже рыб. По этой причине размножающиеся двустворчатые приносят вред рыбным хозяйствам. Взрослые животные выполняют роль санитаров, отфильтровывая большое количество воды, и могут использоваться в системе мероприятий по биологической очистке водоемов от органических загрязнений.

8.11. Тип членистоногие

8.11.1. Общая характеристика типа

Членистоногие — это самый многочисленный тип во всем животном царстве. Одних только насекомых в мире насчитывается более миллиона видов, а помимо этой группы к типу относятся еще такие многочисленные классы, как ракообразные, паукообразные, многоножки и др. Среди членистоногих появляются первые и единственные группы в ряду беспозвоночных, освоившие воздушное пространство (представители класса насекомые), имеющие хорошо развитые крылья и активно перемещающиеся в воздухе. С уверенностью можно сказать, что расцвет членистоногих приходится практически на наше время. Чем же обеспечено такое процветание? Какие признаки позволяют этим животным столь активно заселять различные местообитания?

Для представителей типа членистоногих характерны следующие особенности организации:

1. Тело подразделено на ряд сегментов, т. е. характер-

на метамерность строения, но в отличие от кольчатых червей, эти сегменты не однородны — это так называемая гетеромерная (гетерономная) метамерия. Передний отдел тела членистоногих, несущий органы чувств и конечности для захвата пищи, называется головой (сегменты, образующие голову, сливаются в единую монолитную структуру), средний — несущий ходильные конечности — грудью, а задний — брюшком.

2. Характерно наличие плотного наружного покрова (экзоскелета) — кутикулы, образованного в основном хитином и покрытого сверху водоотталкивающим восковым слоем. Благодаря наличию такого покрова, эти животные первыми из всех представителей животного царства смогли заселить пространства суши в девонском периоде палеозойской эры (см. раздел «Естественная история развития жизни на земле»).
3. Конечности из-за развития плотного покрова имеют членистое строение, представляя собой систему подвижно сочлененных друг с другом рычагов (отдельные членики конечностей соединяются между собой посредством суставов).
4. Кожно-мускульный мешок, свойственный предыдущим группам, — редуцируется (скорее всего, это связано с появлением плотного наружного покрова). К внутренней поверхности экзоскелета прикрепляются пучки поперечнополосатых мышц — появление мускулатуры этого типа обеспечивает увеличение подвижности членистоногих и увеличение скорости их передвижения в пространстве, по сравнению с другими организмами. Гладкая мускулатура частично сохраняется.
5. В связи с развитием прочного экзоскелета целом (или вторичная полость тела) утрачивает опорную функцию.
6. Полость тела у членистоногих смешанная (так называемая миксоцель); она образуется в результате

смещения первичной и вторичной полости тела вследствие неоднородности сегментации и объединения сегментов в функциональные группировки (отделы тела см. выше п.1.).

7. Из-за того, что экзоскелет обладает значительной жесткостью, рост членистоногих возможен только во время линьки, когда прежний покров уже сброшен, а новый — еще мягкий и поддается растяжению.
8. Нервная система представлена либо брюшной нервной цепочкой, либо брюшной нервной «лестницей» (у примитивных групп).
9. Кровеносная система незамкнута, имеется просто устроенное сердце.
10. Органы дыхания могут быть 3 основных типов: жабры, легкие и трахеи.
11. Выделительная система представлена мальпигиевыми сосудами и придатками средней кишки; метанефридии вследствие неоднородной сегментации тела частично редуцированы.

В настоящее время известно около 1 млн 200 тыс. видов членистоногих, из них на долю насекомых приходится более 1 млн видов. Тип членистоногие делится на 4 подтипа, каждый из которых включает один или несколько классов:

- ♦ подтип трилобитовые (класс трилобиты) — полностью вымершая группа;
- ♦ подтип хелицеровые (классы мечехвосты, паукообразные и ракоскорпионы, представители последнего класса вымерли);
- ♦ подтип жабродышащие (класс ракообразные);
- ♦ подтип трахейные (классы многоножки и насекомые).

Здесь мы рассмотрим строение и особенности образа жизни представителей только 3 классов: ракообразных, паукообразных и насекомых.

8.11.2. Класс ракообразные

Ракообразные — это достаточно большая группа членистоногих, характеризующаяся значительным разнообразием форм. Ракообразные ведут преимущественно водный образ жизни, хотя некоторые виды поселяются на мелководье, в приливно-отливной зоне (например, манящие крабы, обитающие в мангровниках) и даже на суше, но в значительно увлажненных местах (мокрицы, краб, пальмовый вор). Есть среди ракообразных и паразиты (например, корнеголовый рак, паразитирующий под панцирем десятиногих раков, или карпоед, паразитирующий на коже рыб, и др.).

Размеры тела животных этого класса могут колебаться в очень широких пределах: от нескольких миллиметров до 80 см в длину (лангусты, омары, камчатские крабы).

Внешнее строение ракообразных разберем на примере речного рака (рис. 8.13). Тело гетеромерно сегмен-

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ РЕЧНОГО РАКА

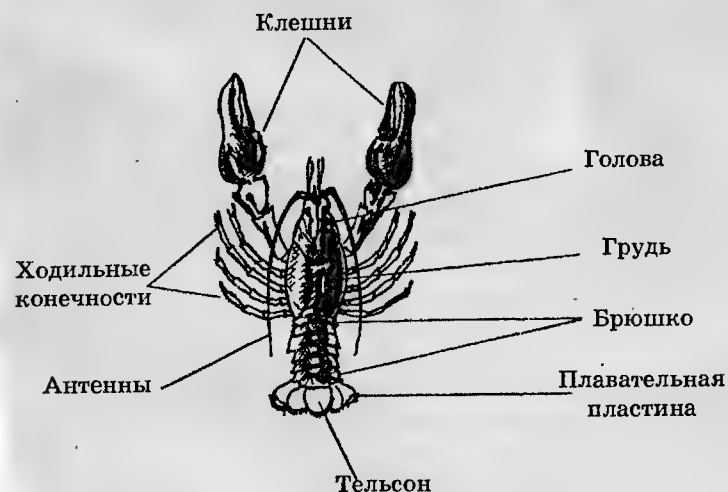


Рис. 8.13

тировано и разделяется на 3 отдела: голову, грудь и брюшко. Голова сливается с сегментами груди, поэтому их нередко неправильно объединяют в 1 отдел — головогрудь, покрытый сверху цельным щитовидным покровом — карапаксом. Сегменты каждого отдела тела несут членистые конечности. Для ракообразных характерны двуветвистые конечности, являющиеся производными от двулопастных параподий кольчатых червей.

Членики головы несут 2 пары антенн, а также 3 пары жевательных конечностей: пару мандибул (верхнечелюстные конечности), и 2 пары максилл (нижнечелюстных конечностей). Основная функция мандибул и максилл — разрывание и перетирание пищи. Грудной отдел несет 3 пары ногочелюстей (их основная функция — удержание кусочков пищи у рта) и 5 пар ходильных конечностей. Первая пара ходильных конечностей наиболее развита и преобразована в клешни (служащие для защиты и нападения). Членики брюшка несут 2 пары копулятивных конечностей (у самцов, тогда как у самок они редуцированы), 3 пары двуветвистых ног, на которых самки вынашивают икру; пару плавательных пластин, выполняющих функцию весел или ласт (так называемый «хвост»). Последний сегмент (тельсон), имеет уплощенную форму и на нем открывается анальное отверстие (рис. 8.14).

Конечности ракообразных приспособлены для выполнения двигательной и дыхательной функции, улавливания, удержания и измельчения пищи.

Нервная система ракообразных представлена «головным мозгом» (образованным надглоточным ганглием), который соединяется окологлоточными тяжами с подглоточным ганглием, от которого начинается брюшная нервная лесенка, состоящая из сближенных узлов (по два в каждом сегменте), соединенных попарно поперечными коннективами и объединяющихся в 2 нервные цепочки. К органам чувств относятся: глаза фасеточного строения (см. раздел «Класс насекомые»), органы осязания и обоняния в виде щетинок, сидящих на антеннах.

Пищеварительная система представлена: ротовым отверстием, окружающими его челюстями и ногочелюс-

КОНЕЧНОСТИ РЕЧНОГО РАКА



Рис. 8.14

тями, пищеводом, желудком, средней кишкой, куда впадают протоки печени, и задней кишкой, открывающейся на тельсоне (последний сегмент тела) анальным отверстием.

У ракообразных не развиты мальпигиевы сосуды, и функция выделения осуществляется «черными» железами. Они открываются в области антенн и максилл и называются соответственно антеннальными и максиллярными железами.

Кровеносная система — незамкнута, имеется трубчатое сердце (у низших ракообразных может отсутствовать), от которого отходят артерии. Из артерий кровь изливается в лакуны. Кровь либо бесцветная, либо голубая. Дыхание осуществляется растворенным в воде кислородом, при помощи жабр. Последние представляют собой выросты ходильных конечностей и ногочелюстей, помещающихся внутри тела под карапаксом (у речного рака, крабов, креветок, langoustes и др.). Циркуляция воды вокруг жабр осуществляется в результате движения конечностей, на которых сидят жаберные выросты.

Строение половой системы ракообразных разнообразно. У высших десятиногих раков (к которым отно-

сится также и речной рак) отмечается раздельнополость, кроме того, часто бывает выражен половой диморфизм (мужские и женские особи отличаются друг от друга по тем или иным морфологическим признакам). Половые железы (семенники и яичники) — парные. Самцы откладывают сперматофор («пакет», содержащий сперматозоиды) во внешнюю среду, у половых путей самки; а самка — яйца, которые оплодотворяются во внешней среде (наружное оплодотворение). Из яйца выходит личинка. Для ракообразных характерны сложные жизненные циклы.

Личинка ракообразных похожа на личинку многощетинковых кольчатых червей, ведет свободный образ жизни и называется науплиусом. По мере дальнейшего развития осуществляется метаморфоз и молодой рак уже во всем походит на взрослое животное.

У речных раков развитие полностью проходит в яйце, стадии свободноплавающих науплиусов — нет, а из яиц, которые самка всюду носит с собой на брюшных ногах, выходят уже вполне сформированные молодые рачки.

8.11.3. Класс паукообразные

Паукообразные — типично наземные членистоногие животные, приспособленные к жизни в наземно-воздушной среде. Тем не менее среди них встречаются и водные формы, но всегда вторично перешедшие в воду. Подавляющее большинство паукообразных — хищники, питающиеся полужидкой пищей (см. ниже), но среди них есть довольно большая группа животных (клещи), приспособленная к паразитическому образу жизни. Для того чтобы поймать свою жертву, многие пауки устраивают ловушки в земле, плетут особую ловчую сеть — паутину либо охотятся из засады. Все это говорит о высоком уровне организации и специализации этих животных. Размеры тела паукообразных варьируют в широких пределах: от 0,1 мм (некоторые паразитические клещи) до 10—15 см (тропические пауки-птицееды, поедающие крупных насекомых, лягушек, мелких птиц).

Тело паукообразных сегментировано, но чем более высоко организована группа, тем менее выражены границы между отдельными сегментами. Для паукообразных свойственна тенденция к слиянию отдельных сегментов и образованию более или менее цельных, монолитных отделов тела. В связи с наземным образом жизни, у этих животных произошла редукция части конечностей, особенно брюшного отдела. Строение тела соответствует общему плану организации членистоногих. Но разделение на три хорошо обособленных отдела — голову, грудь и брюшко — характерно только для наиболее примитивных форм (например для сольпуг, ракоскорпионов и некоторых др.). У большинства паукообразных голова и грудь морфологически неотделимы и образуют единый отдел — головогрудь. Брюшко, как правило, хорошо развито, несколько укорочено и имеет округлую или вытянутую форму. Сегменты тела несут, так же как и у других членистоногих, членистые конечности, но на брюшке они в той или иной степени редуцированы. У паукообразных полностью отсутствуют антенны. У ротового отверстия располагаются клешневидные хелицеры, состоящие из основного и когтевидного члеников. В последних располагаются каналы ядовитых желез, находящихся у основания этих конечностей. Основная функция хелицер — умерщвление жертв и защита от нападения хищников. За хелицерами располагаются педипальпы, или ногощупальца, состоящие из основного членика и членистого щупальца. Их основная функция — удержание добычи. Кроме того, щетинки на этих конечностях препятствуют попаданию твердых частиц пищи в рот. Как уже говорилось, пауки питаются жидкой пищей, высасывая ее.

Ходильных конечностей (ног), имеющих также членистое строение, — четыре пары. Они состоят из 7 члеников: тазика, образующего основание ноги, вертлуга, а также двучленистых бедра и голени, лапки, заканчивающейся коготками (см. рис. 8.15). На брюшке обычно имеется пара дыхательных конечностей, так называемых легких (у крестовика), и три пары паутинных бородавок. Это тоже видоизмененные конечности.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ И КОНЕЧНОСТИ ПАУКА



Рис. 8.15

Нервная система паукообразных представлена головогрудной нервной массой, образованной в результате слияния ганглиев нервной цепочки и их преимущественной концентрацией в головогруды; а также подглоточными нервными узлами, соединенными с головогрудной массой короткими коннективами. К органам чувств относятся простые глаза и чувствительные щетинки, разбросанные по всему телу. Последние сконцентрированы в основном около рта, на хелицерах, педипальпах и ходильных конечностях, а также около паутинных бородавок. Пауки отличаются большой чувствительностью, они воспринимают малейшие колебания воздуха и могут реагировать на, казалось бы, самые незначительные подергивания паутины и звуковые сигналы.

Поймав свою жертву, паук впрыскивает в ее тело секрет, выделяемый слюнными железами. Это приводит к перевариванию внутренностей добычи и превращению их в однородную жидкую массу, которая и высасывается хищником. Пищеварительная система паукообразных представлена: 1) ротовым отверстием; 2) системой специализированных конечностей — хелицер и педипальп (у основания хелицер имеются ядовитые железы, открывающиеся на когтевидном членике хелицер); 3) глоткой, куда открываются слюнные железы, выделяющие секрет, обладающий протеолитической активностью; 4) мускулистым сосательным желудком, в результате сокращения стенок которого жидкое содержимое тела жертвы насасывается пауком; 5) средней кишкой, куда открываются протоки печени (полное переваривание пищи происходит в средней кишке под действием ферментов, выделяемых печенью и некоторыми другими железами; кроме того, в средней кишке происходит всасывание пищи); 6) задней кишкой, открывающейся анальным отверстием.

Основными органами выделения являются пальцевидные выросты — мальпигиевы сосуды, в которых накапливаются продукты жизнедеятельности. Они располагаются в месте перехода средней кишки в заднюю и с одной стороны открываются в просвет кишечника, а с другой слепо замкнуты. Кроме того, имеются видоизмененные метанефридии — так называемые коксальные железы.

Основными органами выделения являются пальцевидные выросты — мальпигиевы сосуды, в которых накапливаются продукты жизнедеятельности. Они располагаются в месте перехода средней кишки в заднюю и с одной стороны открываются в просвет кишечника, а с другой слепо замкнуты. Кроме того, имеются видоизмененные метанефридии — так называемые коксальные железы.

Кровеносная система незамкнута и состоит из: трубковидного сердца, отходящих от него аорты и нескольких артерий, а также системы лакун, окружающих органы, куда изливается кровь.

Дыхательная система представлена листовидными выростами (видоизмененными конечностями на брюшке) — так называемыми легкими (как, например, у скорпионов), или системой трубок, пронизывающих тело животных и подходящих ко всем жизненно важным органам, — трахеями, которые открываются на поверхности тела (например у сольпуг, сенокосцев и др.). У собственно пауков имеются как легкие, так и трахеи. В связи с появлением трахей организация кровеносной системы значительно упрощена.

Половая система представлена парными половыми железами: у самцов — семенниками, у самок — яичниками. Функцию копулятивных органов могут выполнять конечности: хелицеры или педипальпы. Оплодотворение у паукообразных наружно-внутреннее. Самцы либо откладывают сперматофор, который самки захватывают

краями полового отверстия, либо вводят сперму посредством копулятивных органов в половые пути самок. Самки отличаются агрессивностью и более крупными размерами тела. Они часто поедают самцов во время или после копуляции. Одни виды паукообразных откладывают яйца, из которых выходят вполне сформированные молодые особи, другие — обладают живорождением. В жизненном цикле паукообразных (за исключением клещей) отсутствует личиночная стадия.

8.11.4. Класс насекомые

Насекомые — самый многочисленный класс во всем животном мире. Эти организмы прекрасно приспособлены к жизни в наземно-воздушной среде. Как и для паукообразных, для насекомых характерна трахейная дыхательная система. Некоторые представители вторично перешли к жизни в водной среде, при этом большая часть видов населяет водоемы только на стадии личинки (например, комары, стрекозы, поденки и т. д.). Это единственная группа беспозвоночных животных, приобретающая способность к активному полету.

Среди насекомых можно встретить растительноядные формы, хищников, мертвеедов (некрофагов), паразитов. Особенно тесные отношения сложились с цветковыми растениями, так как эти животные являются основными опылителями и распространителями плодов и семян для очень многих цветковых. Эти две группы организмов на протяжении длительного времени подвергались сопряженным эволюционным изменениям — *коэволюционировали*.

Насекомые — это единственная группа беспозвоночных, представителям которой свойственна сложная социальная организация общественных групп с разделением функций между особями (например, семьи пчел, ос, шмелей, колонии термитов, муравьев).

Их тело четко подразделяется на 3 отдела: голову, грудь и брюшко (рис. 8.16), образованных в результате слияния сегментов. Как и у представителей других групп

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

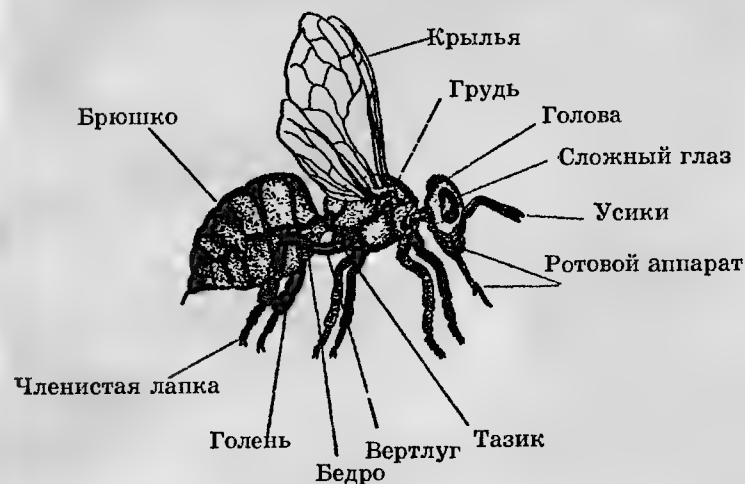


Рис. 8.16

членистоногих, сегменты тела насекомых несут членистые конечности.

На голове у насекомых располагаются усики, имеющие различную форму. Они могут быть нитевидные, булавовидные, пильчатые, гребенчатые, перистые или пластинчатые (рис. 8.17). Помимо усиков голова несет ротовые органы, совокупность которых образует ротовой аппарат (рис. 8.18). Это также видоизмененные конечности. В зависимости от биологических особенностей и характера питания различают следующие типы ротовых аппаратов:

- ◆ грызущий ротовой аппарат — это исходный тип, он характерен в частности для тараканов, жуков, прямокрылых;
- ◆ колюще-сосущий ротовой аппарат образуется в результате превращения нижней губы в трубку, в которой, как в футляре, заключены верхние и нижние челюсти (клопы, тли и др.);
- ◆ другой тип колюще-сосущего аппарата характерен для комаров, москитов и др. кровососущих насеко-

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ УСИКОВ

(из Мамаева,
Бордукова, 1985)



1. Нитевидный
2. Булавовидный
3. Пильчатый
4. Гребенчатый
5. Перистый
6. Пластинчатый

Рис. 8.17

РАСЧЛЕНЕННЫЕ РОТОВЫЕ ОРГАНЫ ЧЕРНОГО ТАРАКАНА

(из Мамаева,
Бордукова, 1985)



1. Верхняя губа
2. Верхние челюсти (жвалы)
3. Нижние челюсти
4. Нижнечелюстной щупик
5. Нижняя губа
6. Нижнегубной щупик

Рис. 8.18

мых; в этом случае нижняя губа образует не футляр, а желоб, в котором движутся игловидные верхние и нижние челюсти, называемые стилетами;

- ♦ сосущий ротовой аппарат возникает в результате вытягивания нижних челюстей, образующих сосательный хоботок; при этом верхние челюсти (жвалы) редуцируются (бабочки);
- ♦ лижуще-грызущий ротовой аппарат отличается тем, что нижняя губа и нижняя челюсть вытягиваются в трубочку, формируется хоботок с язычком, при этом верхние челюсти (жвалы) — сохраняются (пчелы, шмели).

Тип ротового аппарата зависит от образа жизни и характера питания, например у бабочек, питающихся преимущественно жидким нектаром, развивается сосательный хоботок, у комаров, прокалывающих кожу животных и человека и высасывающих кровь, — колюще-сосущий; у пчел, слизывающих нектар и мед, а также разминающих воск и пыльцу растений, — лижуще-грызущий и т. д.

ТИПЫ НОГ НАСЕКОМЫХ (из Мамаева, Бордукова, 1985)



- 1 — бегательные;
- 2 — прыгательные;
- 3 — плавательные;
- 4 — копательные;
- 5 — хватательные

Рис. 8.19

Грудь насекомых несет 3 пары ходильных конечностей (ног), имеющих членистое строение и состоящих из пяти отделов: тазика, вертлуга, бедра, голени и лапки. Различают несколько типов ног в зависимости от биологических особенностей, характера и степени специализации насекомого (рис. 8.19):

- ♦ бегательные ноги, имеют типичное строение, это исходный тип строения ноги, из которого развиваются все остальные (тараканы, жуки, стрекозы, бабочки);
- ♦ прыгательные ноги, как правило, имеют крупные размеры, характеризуются удлинением бедра и голени, их основная функция — отталкивание от субстрата во время прыжка (обычно это третья пара ног кузнечиков, саранчи, дыбки и др.);
- ♦ плавательные ноги характеризуются уплощением члеников и развитием щетинок, эти конечности приобретают форму весла (третья пара ног жука-плавунца и др.);
- ♦ хватательные ноги имеют увеличенное бедро и голень, зубчатые края; основная функция — захват и удержание жертвы (первая пара ног у богомолов);
- ♦ копательные ноги характеризуются значительным развитием и лопатообразным уплощением лапки и голени (первая пара ног у медведки).

На груди насекомых располагаются обычно 2 пары крыльев (у двукрылых только одна — вторая пара редуцирована).

Крылья представляют собой складки наружного хитинового покрова (кутикулы). У жуков передняя пара крыльев утолщена и образует так называемые надкрылья.

На брюшке также помещаются большей частью сильно видоизмененные конечности, как, например, придатки на конце брюшка (церки) и яйцеклад у самок (у жалящих ос, пчел и др. яйцеклад преобразован в жало).

Нервная система представлена головным мозгом и брюшной нервной цепочкой, при этом 3 узла нервной цепочки располагаются в груди, а 8 — в брюшке. Головной мозг представлен надглоточным ганглием, соединенным коннективами с подглоточным. Органы зрения могут быть представлены простыми и сложными (фасеточными) глазами. Кроме того, развиты органы осязания, обоняния и вкуса. Рецепторы органов осязания и обоняния помещаются на усиках, на поверхности тела. Рецепторы органов вкуса располагаются на щупиках нижней губы и нижней челюсти.

Пищеварительная система представлена: ротовым отверстием, ротовым аппаратом, глоткой, всасывающей измельченную пищу, пищеводом, который может расширяться и образовывать зоб, где происходит частичное переваривание пищи, мускулистым желудком, средней кишкой и задней кишкой, открывающейся анальным отверстием.

Органами выделения являются мальпигиевы сосуды, открывающиеся в просвет между средней и задней кишкой (в них накапливаются кристаллы мочевой кислоты), а также нижнегубные железы (видоизмененные метанефридии) и жировое тело (выполняющее, кроме того, и функцию запаса питательных веществ).

Кровеносная система незамкнутая, наиболее редуцирована по сравнению с другими группами; не развита артериальная и венозная системы. Имеется только спинной сосуд, состоящий из трубчатого сердца и аорты.

Дыхательная система представлена трахеями, пронизывающими все тело насекомого. Посредством трахей органы и ткани снабжаются атмосферным кислородом. По этой причине у насекомых отмечается значительная

редукция кровеносной системы. Трахеи открываются по бокам брюшка порами — дыхальцами. Нагнетание воздуха в трахеи осуществляется при сокращении и расслаблении мускулатуры брюшка.

Половая система представлена парными половыми железами (семенниками и яичниками), от которых отходят семяпроводы и яйцеводы, соответственно впадающие в семяизвергательный канал и влагалище, которые открываются половыми отверстиями. Насекомые — это в подавляющем большинстве раздельнополые животные. Оплодотворение у них внутреннее. Развитие может происходить с полным и неполным превращением. В первом случае самки откладывают яйца, из которых выходят личинки, как правило, не похожие на взрослых особей (имаго) и ведущие совершенно отличный образ жизни (например, личинки-гусеницы и взрослые бабочки, личинки и имаго жуков, мух и т. д.).

Для того чтобы личинка превратилась в имаго, должен произойти метаморфоз — сложная анатомо-морфологическая перестройка, сопровождающаяся окукливанием. Это жизненный цикл с полным превращением. Для него характерны следующие стадии:

яйцо → личинка → куколка → имаго (взрослая особь).

В случае развития с неполным превращением из яйца выходит молодая особь, внешне и по образу жизни мало чем отличающаяся от имаго:

яйцо → молодая особь → имаго.

Развитие с неполным превращением характерно для тараканов, богомолов, прямокрылых.

Класс насекомых делится на 22 отряда. Мы назовем представителей лишь некоторых из них:

1. стрекозы (стрекоза-коромысло, плоская стрекоза);
2. тараканы (прусак, черный таракан, мадагаскарский шипящий таракан-громфадорина);
3. богомолы (богомол обыкновенный, тропические листовидные богомолы);

4. прямокрылые (саранча, кузнечики, степная дыбка, акрида);
5. термиты (обыкновенный термит);
6. вши (вошь головная, вошь платяная);
7. жуки (жужелицы, например, кавказская жужелица, плавунцы, долгоносики, листоеды, щелкуны, усачи);
8. сетчатокрылые (муравьиный лев);
9. перепончатокрылые (пчелы, шмели, осы, шершни, муравьи);
10. двукрылые (мухи, комары, москиты, мошки);
11. блохи (крысиная блоха, собачья блоха);
12. бабочки или чешуйчатокрылые (ночной павлиний глаз, траурница, адмирал, белянка, медведица, бражники).

8.12. Тип хордовые

8.12.1. Общая характеристика типа

Тип хордовые подразделяется на три 3 подтипа: бесчерепные, оболочники и позвоночные.

Несмотря на большое многообразие видов, тело всех хордовых имеет общий план строения и состоит из головы, туловища, хвоста и конечностей.

Главной особенностью представителей типа является наличие (хотя бы на одной из стадий индивидуального развития) хорды — гибкого, упругого тяжа, выполняющего роль осевого скелета. Хорда располагается над кишечником и формируется из энтодермы путем отщепления клеточного тяжа от спинной стороны кишечной трубки (см. гл. 4). У бесчерепных она существует на протяжении всей жизни, а у черепных вытесняется позвоночником, образующимся из мезодермы. Из остатков хорды формируются хрящевые прокладки между позвонками.

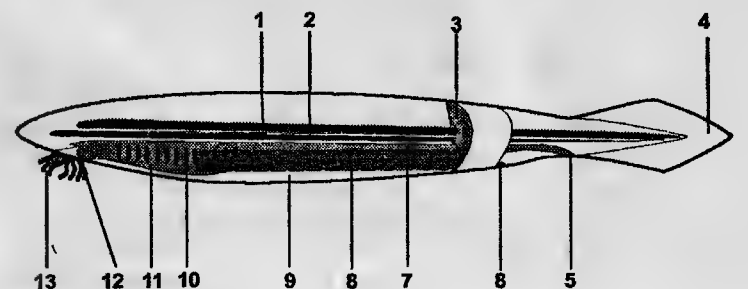
Нервная система трубчатого типа у хордовых происходит из эктодермы, путем ее впячивания над хордомезодермальным зачатком и отщипывания образовавшейся толстостенной трубки, передний конец которой расширяется и формирует у эволюционно продвинутых животных головной мозг.

Представители типа имеют жаберные щели, пронизывающие стенки глотки, соединяя ее полость с внешней средой. У водных форм они существуют в течение всей жизни, и над ними закладываются жабры; у наземных зачатки жаберных щелей присутствуют только на стадии зародыша, впоследствии зарастая, у взрослых животных органами дыхания являются легкие.

В расположении органов у хордовых также есть ряд особенностей: сердце находится на брюшной стороне, под пищеварительным трактом, а нервная трубка над ним.

Для хордовых, кроме того, характерна двусторонняя симметрия тела, наличие вторичного рта, метамерии (однако не столь выраженной, как у беспозвоночных) и вторичной полости тела — целома.

СХЕМА СТРОЕНИЯ ЛАНЦЕТНИКА



1. Нервная трубка
2. Хорда
3. Мышечный сегмент
4. Хвостовой плавник
5. Анальное отверстие
6. Атриопор
7. Кишечник

8. Половые железы
9. Атриальная полость
10. Жаберные щели
11. Глотка
12. Рот
13. Щупальца

Рис. 8.20

8.12.2. Класс ланцетники

Ланцетники — небольшая группа животных, достигающих нескольких сантиметров в длину. Причиной столь странного названия послужило то, что задний конец тела этих животных похож на лезвие хирургического ножа — ланцета.

Тело у ланцетника (рис. 8.20) вытянутое, сжатое с боков, передний и задний его концы заострены. Голова не выражена. От переднего конца тела вдоль спины тянется плавниковая складка (здесь она формирует спинной плавник), огибает хвостовую часть тела, образуя хвостовой плавник, и продолжается в виде подхвостового плавника, который сливается с расположенными по бокам брюшка левой и правой метаплевральными складками. Эпителиальный слой кожи развит слабо и представлен однослойным эпидермисом, под которым находится тонкий слой соединительной ткани — кориум. Кожа ланцетника прозрачна, так как не имеет пигментов.

Вдоль передней оси тела, под нервной трубкой, проходит хорошо развитый упругий тяж — хорда. Он состоит из поперечных пластин, одетых соединительнотканной оболочкой. Образуется хорда из энтодермы, отшнуровываясь от спинной стороны первичной кишки. У ланцетника хорда выполняет роль осевого скелета и функционирует как мускульный орган. Благодаря наличию хорды передний конец тела животного оказывается более или менее упругим, что позволяет ему зарываться в грунт.

Мышечная система представлена двумя тяжами, лежащими по бокам тела. Они состоят из многочисленных сегментов поперечнополосатой мышечной ткани, разделенных соединительнотканными перегородками. Мышечные сегменты одной стороны тела смещены относительно сегментов другой на полдлины. Благодаря мышечному аппарату животное может изгибать тело в горизонтальной плоскости, совершая червеобразные движения, что позволяет животному плавать и зарываться в грунт.

На переднем конце тела ланцетника имеется передняя ротовая полость, окруженная щупальцами, в которую открывается рот. Ротовое отверстие ведет в имеющую большие размеры глотку. Глотка прободена жаберными щелями, разделенными перегородками, стенки которых покрыты реснитчатым эпителием и пронизаны большим количеством кровеносных сосудов. Жаберные щели открываются в околожаберную (или атриальную) полость, которая сообщается с окружающей средой при помощи специального отверстия атриопора, находящегося у начала подхвостового плавника. Функция околожаберной полости — защита жаберного аппарата от попадания в него инородных частиц при зарывании ланцетника в грунт. Благодаря деятельности ресничек вода засасывается через ротовое отверстие, проходит сквозь жаберные щели, где осуществляется газообмен, попадает в атриальную полость и выводится наружу через отверстие атриопора.

На дне глотки имеется эндостиль, представляющий собой желобок с клетками реснитчатого и железистого эпителия. Клетки последнего выделяют слизь, склеивающую пищевые частицы, попавшие в глотку с током воды, а биение ресничек направляет их в кишечник. От его начального отдела отходит отросток, гомологичный печени позвоночных, в котором происходит процесс пищеварения, а также выработка пищеварительных ферментов. Кишечник заканчивается анальным отверстием, расположенным на брюшной стороне перед хвостовым плавником.

Ланцетник обладает замкнутой кровеносной системой, которая состоит из двух главных сосудов (брюшного и спинного), имеющих многочисленные ответвления. Мускульного сердца у этих животных нет, и ток крови осуществляется благодаря пульсации стенок кровеносных сосудов. Насыщенная углекислым газом кровь собирается в брюшную аорту и течет к переднему концу тела, попадая в жаберные артерии, идущие к межжаберным перегородкам, где происходит газообмен. Обогатившись кислородом, кровь собирается в парные корни спинной аорты. Вперед от них отходят

короткие сонные артерии, снабжающие кровью передний конец тела, а задние концы впадают в спинную аорту. По отходящим от аорты артериям кровь попадает ко всем остальным участкам тела. Кровь ланцетника бесцветна, так как не содержит дыхательного пигмента гемоглобина.

Центральная нервная система представлена трубкой, тянущейся от переднего конца тела назад. Нервная трубка лежит над хордой, при этом ее передний конец немного не доходит до конца последней. Внешне нервная трубка не имеет деления на спинной и головной мозг. Однако в функциональном значении ее передний конец является главным органом, осуществляющим регуляцию рефлекторной деятельности животного. Кроме того, полость нервной трубки (невроцель) в районе головы имеет расширение. В каждом сегменте тела от нервной трубки отходят по 2 пары нервов. Органы чувств ланцетника крайне примитивны. Глаз нет, имеются лишь светочувствительные пигментные пятна, расположенные вдоль нервной трубки. Органом, воспринимающим химические раздражения, является обонятельная ямка на переднем конце тела. Осязательные клетки находятся в поверхностном слое кожи и рассеяны по всему телу.

Выделительная система представлена образованиями, напоминающими нефридии кольчатых червей. Каждый такой нефридий представляет собой изогнутую трубку, открывающуюся несколькими отверстиями в полость тела (остатки которой у ланцетника сохранились в виде двух полостей по бокам глотки) и одним общим в околожаберную полость. Благодаря биению мерцательных волосков так называемых булавовидных клеток, замыкающих входные отверстия нефридии, продукты диссимиляции из полости тела попадают в просвет нефридиальной трубки. Отсюда они выводятся в околожаберную полость и вымываются из нее током воды.

Бесчерепные — раздельнополые животные. Внешние половые отличия не выражены. Половые железы (25 пар) лежат по бокам атриальной полости. Они не имеют вы-

водных протоков, и созревшие половые продукты попадают в околожаберную полость, а оттуда в воду, через разрывы стенок желез. Оплодотворение происходит в воде. Из зиготы развивается личинка, ведущая свободный образ жизни. Она лишена кожистой складки, и ее жабры открываются прямо наружу. Спустя некоторое время личинка опускается на дно и зарывается в песок, превращаясь во взрослое животное.

8.12.3. Класс хрящевые рыбы

К классу хрящевые рыбы относятся около 660 видов. В эту группу входят все известные акулы (плащеносная, тигровая акула, катран) и скаты (хвостокол, пила-рыба, манта), объединяемые в два отдельных надотряда, а также цельноголовые (химеры). Это в основном крупные животные — китовая акула достигает в длину 20 м. Как и все позвоночные, представители данного класса — двусторонне симметричные животные. Акулы имеют типичную для большинства рыб торпедообразную форму тела (рис. 8.21). Тело же скатов уплощено в дорзовентральном (спинно-брюшном) направлении. Как пишет Ф. Оммани: *«Разнообразные скаты — это в сущности акулы, перешедшие к малоподвижной донной жизни и ставшие плоскими»*. Хрящевые рыбы обитают главным образом в морях, пресноводных видов мало.

Кожа хрящевых рыб покрыта так называемой плакоидной чешуей (рис. 8.22). Каждая чешуйка состоит из плоского основания, на котором располагается зубовидный вырост (или шип). Чешуи не налегают одна на другую, как у костистых рыб. Расположенные в несколько рядов на челюстях плакоидные чешуи превращаются в зубы, которые по мере «износа» заменяются новыми. Чешуя служит надежной защитой тела рыб от механических повреждений.

Название «хрящевые» данный класс рыб получил из-за отсутствия в скелете его представителей костей.

ВНЕШНИЙ ВИД АКУЛЫ

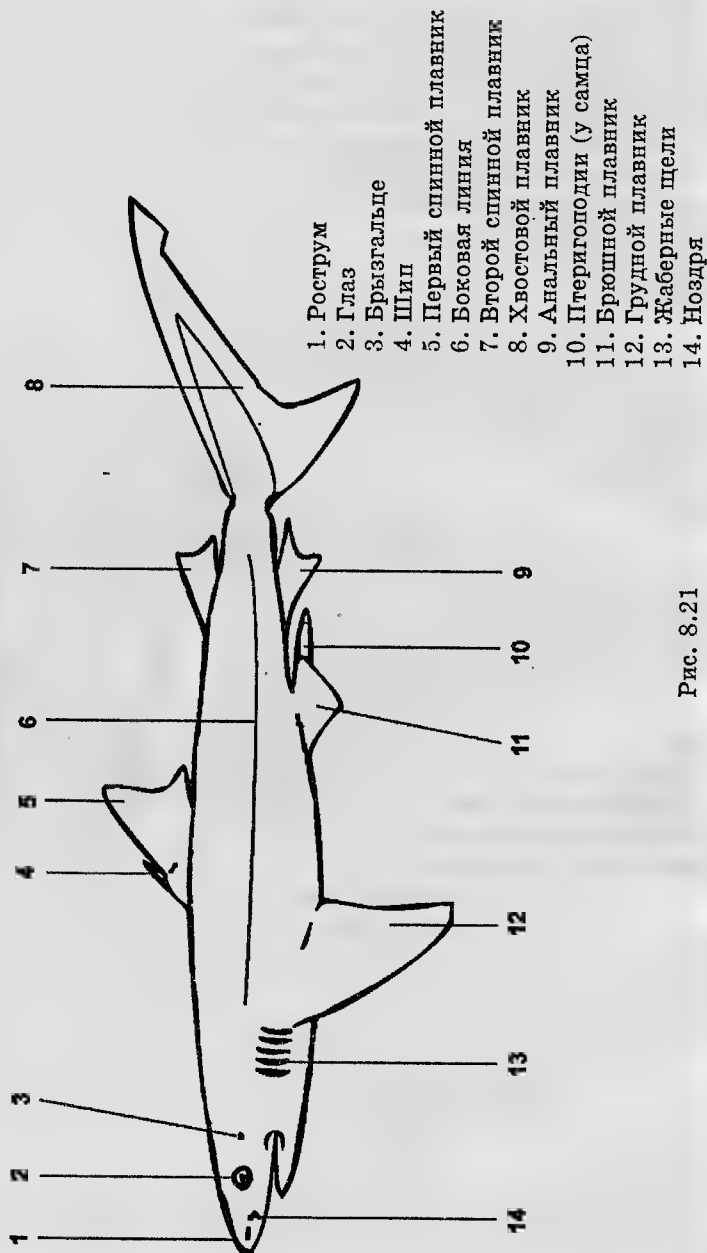


Рис. 8.21

ТИПЫ ЧЕШУИ

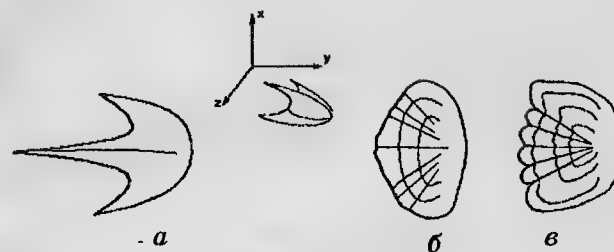


Рис. 8.22:

- a — плакоидная чешуя
b — циклоидная чешуя
в — ктеноидная чешуя

Череп со всех сторон окружает головной мозг. Передний отдел головы вытянут и называется рострум. Осевого скелета представлен позвоночным столбом, в котором выделяют туловищный и хвостовой отделы. Позвоночник состоит из многочисленных позвонков. Каждый позвонок в центре имеет отверстие, через которое проходит хорда. Отходящие от позвонка верхние дуги сливаются, образуя остистый отросток. Образовавшийся в результате канал являетсяместилищем спинного мозга. От позвонков туловищного отдела отходят короткие нижние дуги; к ним причленяются ребра. В хвостовом отделе нижние дуги срастаются с образованием гемального канала, в котором располагаются кровеносные сосуды. Парные плавники (грудные и брюшные) имеют пояса, не связанные с осевым скелетом (лишь у скатов плечевой пояс соединен с позвоночником). Помимо парных плавников у хрящевых рыб имеются непарные — спинной, хвостовой и анальный. Мышечная система в основном состоит из множества сегментов — миомеров.

Многие хрящевые рыбы являются хищниками, тем не менее некоторые виды (например, китовая и гигантская акулы) питаются планктоном. Ротовая полость имеет большие размеры. На челюстях в несколько рядов располагаются зубы. Они могут иметь разнообразную форму.

За ротовой полостью следует глотка и короткий пищевод, который переходит в желудок, имеющий V-образную форму. Из желудка пища попадает в кишечник. В его начальный отдел (тонкую кишку) открываются протоки поджелудочной железы, секретирующей пищеварительные ферменты, и печени, выделяющей желчь. Небольшая длина толстого кишечника компенсируется увеличением его внутренней поверхности благодаря наличию спиральной складки (или спирального клапана), представляющей собой вырост его стенки. Желудочно-кишечный тракт заканчивается прямой кишкой, открывающейся в клоаку.

Дыхание хрящевых рыб осуществляется через жаберы. Глотка у них прободена жаберными щелями (их обычно 5), открывающимися наружу. Жаберных крышек у представителей класса нет. Кроме того, у многих имеется пара отверстий за глазами — брызгалец. Перед вдохом глотка расширяется и вода через рот и брызгальцы засасывается внутрь и омывает жаберные лепестки; на выдохе происходит отток воды через жаберные щели.

Сердце хрящевых рыб двухкамерное. Оно состоит из предсердий и желудочка. От последнего отходит артериальный конус, стенки которого способны сильно сокращаться. Таким образом, он является как бы дополнительным насосом. Внутри конуса располагаются клапаны, препятствующие возвращению крови в желудочек. У хрящевых рыб только один круг кровообращения. Из конуса кровь попадает в брюшную аорту, а оттуда в жаберы, где происходит ее обогащение кислородом. Через выносящие артерии, впадающие в спинную аорту, кровь разносится по всему телу. Насыщенная углекислым газом кровь, собираясь в вены, попадает в сердце.

Размеры головного мозга относительно невелики. Наиболее развиты обонятельные доли переднего мозга, а основной сенсорной системой является обонятельная. Важную роль в ориентации хрящевых рыб в пространстве играют сейсмосенсорные органы боковой линии, улавливающие малейшие колебания, распространяющиеся в толще воды. Глаза крупные, однако острота зрения

невелика. Как и все рыбы, хрящевые близоруки, к тому же они не различают цвета.

Органами выделения являются туловищные почки — удлинённые образования, лежащие вдоль позвоночника. В почках находятся нефроны, состоящие из клубочка капилляров и канальца. Плазма крови фильтруется из капиллярной сети клубочка в просвет канальца, в котором происходит обратное всасывание ценных для организма веществ (витаминов, сахаров, аминокислот), излишки же солей, мочевины и некоторых других продуктов диссимиляции вместе с небольшим количеством воды выводятся из организма через клоаку. Нужно отметить, что продукты распада, подлежащие удалению из организма, попадают в органы выделения не из полости тела, как, например, у ланцетника, а путем фильтрации из кровяного русла.

Хрящевые рыбы раздельнополы. Семенники располагаются в брюшной полости около пищевода. Семявыносящие канальцы впадают в канальцы передней части почек, открывающиеся в мочеточник. Зрелые половые продукты из мочеполовой системы попадают в клоаку. Яичники самок также расположены возле пищевода. Яйцеклетки выпадают в полость тела, а из нее в воронки яйцеводов, последние открываются в клоаку. Характерной особенностью хрящевых рыб является внутреннее оплодотворение. Самец вводит семя в клоаку самки при помощи специальных органов — птеригоподий. Образование зиготы происходит в яйцеводах. Среди представителей класса встречаются как виды, откладывающие яйца, так и виды, которым свойственно яйцеживорождение (см. также «Рептилии») и даже живорождение.

Хозяйственное значение хрящевых рыб невелико. Объектами промысла являются атлантическая сельдевая, а также лососевая акулы. Съедобны рогатые акулы, морские лисицы; печень плоскоголовых семижаберников используется в медицине. Многие виды опасны для человека (например, кархародон, или белая акула).

8.12.4. Класс костные рыбы

Класс костные рыбы — самая многочисленная группа позвоночных животных. Она насчитывает около 20 тыс. видов, относящихся к 4 подклассам: лучеперые, многоперые, кистеперые, двоякодышащие рыбы.

Перечислим основных представителей класса:

отряд осетрообразные — белуга, осетр, стерлядь;

отряд лососеобразные — лосось, семга, форель;

отряд карпообразные — лещ, сазан, карась, толстолобик;

отряд трескообразные — треска, хек, минтай;

отряд окунеобразные — окунь, ставрида, скумбрия, судак.

Костные рыбы населяют самые разнообразные водоемы: пресные (пруды, реки, озера) и соленые (моря, океаны). Форма тела этих животных в основном веретеновидная, обтекаемая, что позволяет уменьшать сопротивление воды при плавании. Голова плавно переходит в туловище, а последнее — в хвост. Тело костных рыб покрыто налегающими друг на друга костными чешуями. У большинства видов это так называемая ктеноидная (наружный край пластинки имеет зазубрины) или циклоидная (наружный край ровный) чешуи (рис. 8.22). На каждой чешуйке различаются годовые кольца, по которым можно определить возраст рыбы. Кожа снабжена большим количеством желез, выделяющих слизистый секрет, уменьшающий трение во время плавания.

У костных рыб (рис. 8.23) имеются парные — грудные и брюшные — плавники, а также непарные — спинной, хвостовой и анальный.

В скелете костных рыб, в отличие от хрящевых, имеется костная ткань. Окостенение скелета имеет большое приспособительное значение, так как оно способствует развитию прочной опоры для мышц. Осевого скелет представлен позвоночником, состоящим из многочисленных позвонков, между телами которых сохраняются остатки хорды. Как и у хрящевых, позвоночник костных рыб подразделяется на туловищный и хвостовой отделы. Верх-

ние дуги позвонков образуют спинномозговой канал и заканчиваются верхними остистыми отростками; а нижние в хвостовом отделе образуют гемальный канал и заканчиваются нижними остистыми отростками, а в туловищном служат местом прикрепления ребер.

Скелет черепа образован мозговым отделом (черепанная коробка), защищающим головной мозг, и висцеральным отделом. Последний представляет собой скелет жаберного аппарата и челюстей. У костных рыб, в отличие от хрящевых, имеется жаберная крышка, прикрывающая снаружи жаберные щели.

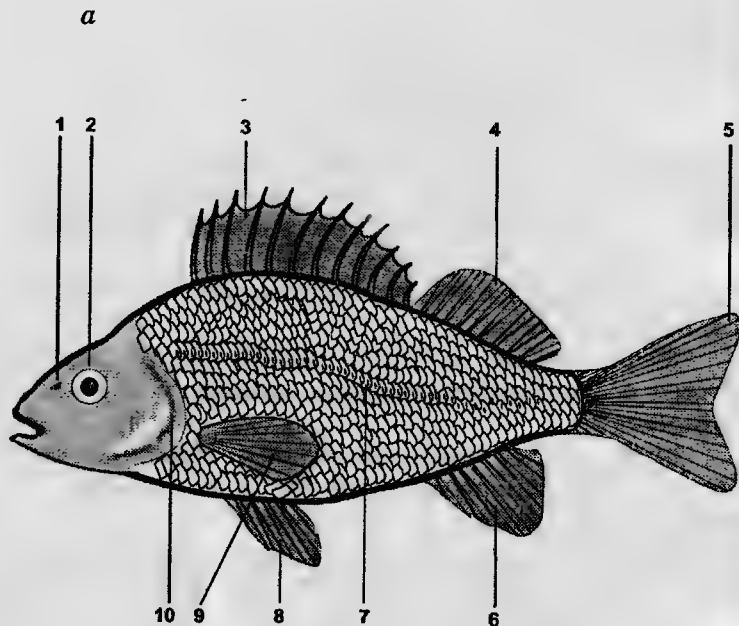
Пояса конечностей (парных плавников) с осевым скелетом не соединены.

Мышечная система сегментирована. Более всего дифференцированы мышцы парных плавников и ротового аппарата.

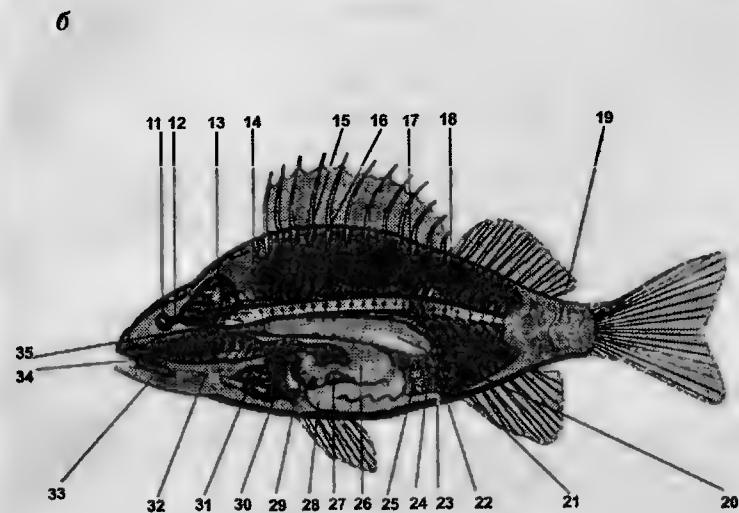
Многие рыбы несут на челюстях многочисленные острые зубы, служащие в основном для удержания добычи, а не для ее механической обработки. У рыб зубы располагаются также на костях жаберного аппарата и других элементах висцерального черепа. Это так называемые глоточные зубы. Пищеварительная трубка начинается ротовой полостью, переходящей в глотку, которая прободена жаберными щелями. Следующий отдел — пищевод, открывающийся в объемистый желудок. Кишечник у костных рыб дифференцирован слабо. Спирального клапана нет (он сохраняется лишь у примитивных представителей класса, например, у осетровых). Характерной особенностью костных рыб является наличие пилорических придатков — слепых выростов кишечной трубки, открывающихся в начальной части двенадцатиперстной кишки. Эти структуры участвуют в процессах пищеварения и всасывания, увеличивая общую поверхность кишечника. Имеется печень с желчным пузырем, поджелудочная железа, представленная мелкими дольками.

Кровеносная система, как и у хрящевых рыб, состоит из одного круга кровообращения. От сердца кровь поступает к жабрам, где в результате газообмена отдает

СХЕМА СТРОЕНИЯ ОКУНЯ



1. Ноздря
2. Глаз
3. Колючий спинной плавник
4. Мягкий спинной плавник
5. Хвостовой плавник
6. Анальный плавник
7. Боковая линия
8. Брюшной плавник
9. Грудной плавник
10. Жаберная крышка
11. Обонятельная луковица
12. Обонятельный нерв
13. Головной мозг
14. Межневральная косточка, не несущая плавникового луча



15. Спинной мозг
16. Межневральная косточка, несущая плавниковый луч
17. Почка
18. Позвоночник
19. Мышечный сегмент
20. Плавательный пузырь
21. Мочевой пузырь
22. Мочеполовое отверстие
23. Анальное отверстие
24. Яичник
25. Икра
26. Желудок
27. Селезенка
28. Кишечник
29. Пилорические придатки
30. Печень
31. Сердце
32. Вентральная аорта
33. Язык
34. Жаберные щели
35. Отолит

Рис. 8.23

углекислый газ и насыщается кислородом, после чего разносится к различным частям тела. Сердце двухкамерное, артериального конуса не имеет.

Органы дыхания рыб, приспособленные для извлечения растворенного в воде кислорода, — жабры. Вода через рот попадает в глотку, а оттуда выводится наружу через жаберные щели, омывая при этом жабры, в которых происходит газообмен.

У некоторых рыб имеются приспособления для дыхания атмосферным воздухом. Роль легких может выполнять (например, у панцирной щуки) плавательный пузырь — полое мешковидное образование, развивающееся из задней части глотки. Вообще же у большинства рыб этот орган функционирует как «подъемный воздушный шар» (Ф. Оммани). Он способен как извлекать газы из кровотока, так и возвращать их обратно в кровь, изменяя тем самым удельный вес тела рыбы. Таким образом животные регулируют глубину погружения в толщу воды.

Головной мозг рыб относительно слабо развит. Передний мозг еще не разделен на полушария и не имеет коры. По сравнению с другими отделами наиболее выражен средний мозг, в котором находятся зрительные центры. Кроме того, хорошо развит мозжечок, ответственный за ориентацию тела в пространстве и координацию движений.

Рыбы четко видят только на близком расстоянии, так как их шаровидный хрусталик не способен менять свою кривизну. Аккомодация осуществляется лишь благодаря его перемещению. У большинства рыб хорошо развито обоняние.

Особым образованием, благодаря которому рыбы реагируют на колебания водной среды, воспринимая изменения давления и направления тока воды, является боковая линия. Она представляет собой систему каналов, лежащих по бокам тела, на дне которых расположены специализированные нервные клетки. С внешней средой эти каналы сообщаются через отверстия в покрывающих их чешуях.

Выделительная система костных рыб представлена лентовидными туловищными почками, располагающимися по бокам позвоночника. От них отходят мочеточники, впадающие в мочевой пузырь. Последний открывается отдельным отверстием на заднем конце тела.

Половая система костных рыб представлена у самцов двумя удлинёнными семенниками (молоками). Отходящие от них семяпроводы открываются наружу общим половым отверстием, находящимся позади анального. Самки имеют один или два яичника, в которых развиваются многочисленные яйцеклетки (икринки). Оплодотворение у большинства наружное. Самка выметывает икру, которая осеменяется самцом.

Для большинства рыб характерны миграции. Они могут быть связаны со сменой местообитаний и занятием новых территорий (расселительные), уходом на зимовку (зимовочные), поиском пищи (кормовые), сезонностью размножения (нерестовые). Последние наблюдаются у проходных рыб, обитающих в морях, но размножающихся в реках. К ним относятся осетры, севрюга, белуга и др. (размножаются несколько раз в течение жизни), а также кета, горбуша и др. (погибают после нереста). Небольшое количество рыб, напротив, мигрирует для размножения из пресноводных водоемов в моря (речной угорь, филиппинские бычки). Кроме того, различают активные и пассивные миграции (в последнем случае рыбы пассивно переносятся течением; так мигрируют личинки многих рыб, уходящих на размножение в реки). По периодичности миграции могут быть, например, суточными, сезонными (приуроченными к различным временам года).

Итак, костные рыбы — позвоночные животные, имеющие ряд приспособлений к водному образу жизни:

- ◆ способ передвижения — плавание;
- ◆ обтекаемая форма тела;
- ◆ неподвижное сочленение головы с туловищем;
- ◆ черепацеобразно расположенная чешуя;
- ◆ органы движения — плавники, выполняющие, кро-

ме того, функцию стабилизаторов (обеспечивают устойчивость тела в воде) и рулей глубины;

- ◆ дыхание при помощи жабр;
- ◆ наличие плавательного пузыря;
- ◆ особый орган — боковая линия.

8.12.5. Класс земноводные (амфибии)

Этот класс объединяет животных, особенностью которых является то, что взрослые особи могут обитать как на суше, так и в воде. Однако их размножение и развитие яиц практически всегда происходит в водной среде.

К данному классу относится около 3 тыс. видов, подразделяющихся на 3 отряда:

- ◆ отряд безногие земноводные, представленный небольшой группой организмов с редуцированными конечностями и хвостом — червягами;
- ◆ отряд хвостатые земноводные, к которому относятся саламандры, тритоны, протеи, сирены;
- ◆ отряд бесхвостые земноводные, обладающий наибольшим видовым многообразием, включающий таких животных, как лягушки, жабы, квакши, чесночницы, жерлянки.

Практически все амфибии имеют небольшие размеры. Тело взрослых особей разделено на голову, туловище, хвост (у отряда хвостатые) и две пары конечностей (у червяг конечности и их пояса редуцированы).

В связи с выходом на сушу тело у большинства сплющено в спинно-брюшном направлении, а голова подвижно сочленена с туловищем. Кожа у амфибий голая, таким образом через нее могут беспрепятственно диффундировать вода и газы. Кроме того, кожа имеет большое количество слизистых желез, выделения которых, покрывая все тело животного, препятствуют ее высыханию, а также создают условия для протекания газообмена, о чем речь пойдет ниже.

В позвоночнике амфибий (рис. 8.24) помимо туло-

вищного и хвостового отдела появляются еще два: шейный и крестцовый, представленные каждый лишь одним позвонком. У бесхвостых рудименты хвостовых позвонков срастаются, образуя косточку уростиль. Наличие шейного позвонка придает голове земноводных некоторую подвижность, что облегчает их ориентацию в пространстве. Короткие ребра развиты слабо или редуцированы; таким образом, у амфибий нет грудной клетки. В связи с особенностями дыхания череп земноводных широкий, а утрата жаберного аппарата у взрослых форм приводит к редукации жаберных дуг и сохранению лишь их видоизмененных остатков.

Скелет конечностей построен по принципу системы

РАСЧЛЕНЕННЫЙ СКЕЛЕТ ЛЯГУШКИ

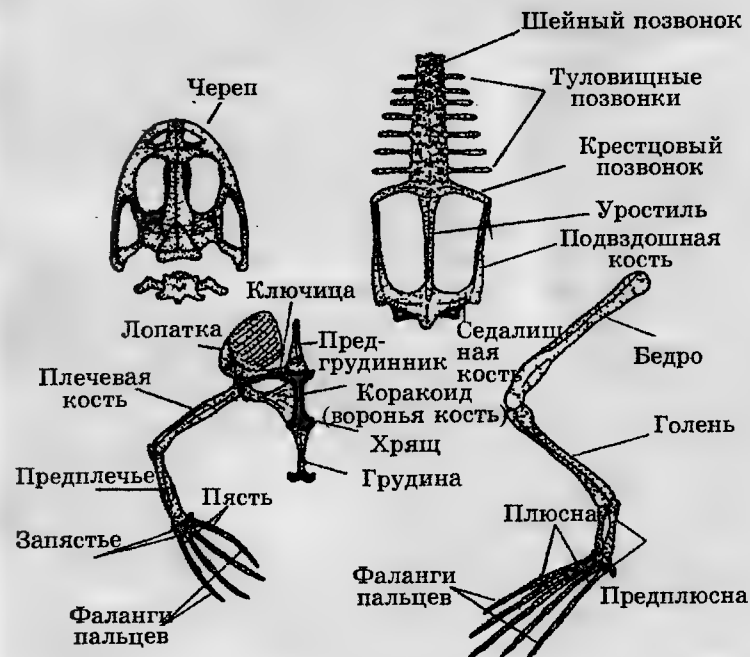


Рис. 8.24

рычагов и состоит из подвижно сочлененных костей. Передние конечности представлены плечевой костью, лучевой и локтевой костями, составляющими предплечье, костями запястья и пястья, а также фалангами пальцев. Скелет задних конечностей включает бедро, голень, состоящую из двух костей (большой и малой берцовых), кости предплюсны, плюсневые кости и фаланги пальцев. Такое строение скелета конечностей характерно и для всех остальных групп наземных позвоночных. Исходной при этом считается пятипалая конечность, однако число пальцев может подвергаться редукции. Задние конечности у многих амфибий служат для плавания, в связи с чем они удлинены и имеют плавательную перепонку между пальцами. Необходимая опора конечностей обеспечивается благодаря развитию их поясов. Плечевой пояс состоит из лопаток, ключиц, вороньих костей (коракоидов) и ряда хрящей; а пояс задних конечностей образован подвздошными и седалищными костями, а также лобковым хрящем. Таз присоединяется к позвоночному столбу посредством крестцового позвонка.

Метамерия мышечного аппарата земноводных выражена значительно слабее, чем у рыб. Хорошо развиты мышцы, приводящие в движение соединенные суставами части конечностей и обеспечивающие изменение их положения относительно туловища.

Основная пища взрослых животных — мелкие беспозвоночные: насекомые, личинки, черви и т. д. Амфибии имеют широкий рот и обширную ротовую полость. У ряда видов в ней находится множество мелких зубов, служащих для удержания пищи. У бесхвостых (например, у лягушки) сильно развивается имеющий липкую поверхность язык, который служит для ловли добычи. Его передний конец закреплен на нижней челюсти, а задний может выбрасываться изо рта вперед. В ротовую полость открываются протоки слюнных желез, однако их секрет не содержит пищеварительных ферментов и служит главным образом для смачивания пищи и облегчения ее проглатывания. Пищеварительная трубка со-

стоит из глотки, пищевода, желудка, тонкой и толстой кишки, которая отрывается в клоаку. Хорошо развиты пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа.

Кровеносная система земноводных претерпела значительные изменения по сравнению с таковой у рыб, что объясняется заменой жаберного дыхания на легочное. Сердце намного крупнее и состоит уже из 3 камер: 2 предсердий и 1 желудочка. Рассмотрим схему кровообращения лягушки. В левое предсердие из легких по легочным венам поступает кровь, богатая кислородом. В правое же предсердие притекает кровь, насыщенная углекислым газом от органов и тканей тела. Из предсердий кровь попадает в желудочек, от правой части которого отходит артериальный конус, дающий начало четырем парам артерий. Первая из них несет кровь к голове, вторая и третья направляются к различным частям тела, а четвертая подходит к легким и коже, в которых происходит насыщение ее кислородом. У амфибий происходит разделение кровообращения на 2 круга: большой (от сердца по артериям и капиллярам во все части тела и от них по венам в правое предсердие) и малый (от сердца по легочным артериям к легким и обратно по легочной вене к левому предсердию). Однако эти 2 круга еще не вполне обособлены, так как в желудочке сердца происходит частичное смешивание артериальной и венозной крови (полному смешиванию препятствует наличие особых мышечных гребней, образуемых внутренней поверхностью желудочка). Кроме того, обогащаемая кислородом в капиллярах кожи кровь направляется в правое предсердие, смешиваясь здесь с венозной кровью от органов и тканей.

Почти у всех земноводных есть легкие, которые представляют собой тонкостенные мешки, стенки которых образуют складки (однако поверхность их не очень велика). К легким подходит большое количество капилляров. Трахея практически не развита. Газообмен может происходить 3 различными способами: через кожу, че-

рез эпителий, выстилающий ротовую полость, и через легкие. Кожное дыхание может осуществляться только при условии наличия на поверхности кожи пленки влаги, в которой растворяется кислород воздуха, поэтому кожа земноводных имеет большое количество желез, выделяющих слизь. У лягушки процесс нагнетания воздуха в ротовую полость и легкие происходит следующим образом: При открытых ноздрях и закрытом рте дно ротовой полости опускается благодаря деятельности специальных мышц, и в нее поступает воздух. Затем ноздри закрываются особыми клапанами и при открытой голосовой щели (находится на границе ротовой полости и гортани) воздух из легких попадает в ротовую полость, смешиваясь со свежим воздухом, попавшим туда при вдохе. После этого дно ротовой полости поднимается, происходит глотательное движение и смешанный воздух проталкивается в легкие, голосовая щель закрывается, в легких происходит газообмен. Через некоторое время осуществляется выдох: голосовая щель открывается, дно ротовой полости опускается, происходит сокращение брюшной мускулатуры и воздух из легких попадает в ротовую полость; затем голосовая щель закрывается, ноздри открываются, дно ротовой полости поднимается — воздух выходит наружу.

Головной мозг земноводных отличается от мозга рыб большим развитием переднего мозга, который разделен на 2 полушария. В связи с однообразным характером движения (прыжками или перемещению благодаря изгибам всего тела с опорой на конечности) мозжечок развит слабо.

Переход из водной среды в наземно-воздушную вызвал изменения в строении органов чувств. Усложнился орган слуха. У земноводных в дополнение к лабиринту возникает среднее ухо, которое представляет собой небольшую камеру, отделенную от окружающей среды барабанной перепонкой, передающей колебания воздуха через стремечко к внутреннему уху. Среднее ухо сообщается с ротовой полостью посредством евстахиевой тру-

бы, благодаря чему давление в нем равно атмосферному. Выход земноводных на сушу стал причиной появления подвижных век и мигательной перепонки, защищающих органы зрения от высыхания. Изменения в зрительной системе (роговица приобретает выпуклую форму, а хрусталик — двояковыпуклую) приводят к тому, что амфибии видят на более далекое расстояние, чем рыбы, однако аккомодация осуществляется только благодаря перемещению хрусталика, но не изменению его кривизны. Амфибии хорошо воспринимают изменения температуры.

Так как кожа амфибий голая, через нее в тело животных по законам осмотического давления из окружающей среды проникает большое количество воды. Ее избыток удаляется благодаря работе выделительной системы, которая представлена туловищными почками, имеющими более компактную форму, чем у рыб. Из почек моча выводится через мочеточники, впадающие в клоаку, и накапливается в мочевом пузыре, который периодически опорожняется.

Мужские половые железы (семенники) располагаются около почек. От них отходят семявыносящие каналы, проходящие через почку и открывающиеся в мочеточники. Женские половые железы (яичники) в период икрометания увеличиваются в размерах. Созревшие яйцеклетки выпадают в полость тела, из которой попадают в яйцеводы, открывающиеся в клоаку. В стенках яйцеводов гаметы покрываются оболочками и формируются икринки.

Оплодотворение может быть как наружным (у бесхвостых земноводных), так и наружно-внутренним (у большинства хвостатых) и внутренним (у безногих). У лягушки оплодотворение происходит в воде. Самец обхватывает самку сзади, надавливая передними конечностями на ее брюшную стенку. Это вызывает выметывание икры, которая сразу же и оплодотворяется семенной жидкостью самца. У тритонов самец выделяет семя в мешочке — сперматофоре, который самка захватывает

краями клоаки. У многих видов хорошо выражен половой диморфизм.

Развитие земноводных происходит в воде. Из оплодотворенных яиц развиваются личинки — головастики. По строению они напоминают рыб: дышат жабрами, конечности отсутствуют, есть хвостовой плавник и т. д. (табл. 8.2) Постепенно происходит превращение головастика во взрослую особь: начинается формирование конечностей, развиваются легкие, происходят изменения в кровеносной системе, жабры атрофируются, жаберные щели зарастают, рассасывается хвост.

Таблица 8.2

Сравнительная характеристика взрослых бесхвостых амфибий и их личинок

Признак	Личинка	Взрослое животное
Форма тела	Рыбообразная, конечностей нет, хвост с плавательной перепонкой	Тело укороченное, хвоста нет, хорошо развиты 2 пары конечностей
Кровеносная система	Один круг кровообращения, сердце двухкамерное	Два круга кровообращения, сердце трехкамерное
Дыхание	Жаберное (жабры вначале наружные, затем внутренние)	Легочное, ротовое и кожное
Способ передвижения	Плавание при помощи хвоста	Прыжки, плавание при помощи задних конечностей
Пища	Водоросли, простейшие	Насекомые, моллюски, черви
Образ жизни	Водный	Наземный, полуводный

Многие земноводные уничтожают большое количество насекомых-вредителей, переносчиков паразитов. Они являются объектом для разного рода научных исследований. В некоторых странах амфибии используются в качестве пищи.

8.12.6. Класс пресмыкающиеся, или рептилии

В мировой фауне насчитывается около 6600 видов рептилий. Ныне живущие пресмыкающиеся объединяются в следующие группы:

- ♦ отряд черепахи (представители: кайманова черепаха, зеленая черепаха);
- ♦ отряд клювоголовые (очень древняя группа с единственным сохранившимся видом — гаттерией, которая встречается в Новой Зеландии. Среди современных рептилий гаттерия ближе всего к отряду чешуйчатых (рис. 8.25);
- ♦ отряд чешуйчатые (к ним относятся такие животные, как хамелеоны, ящерицы, змеи);
- ♦ отряд крокодилы (представители: миссисипский аллигатор, нильский крокодил и др.).

ГАТТЕРИЯ



Рис. 8.25

Представители класса пресмыкающиеся являются настоящими наземными животными. Развитие приспособлений к жизни на суше позволило предкам этих животных покинуть водную среду и широко расселиться по Земле. Однако во всех отрядах (за исключением клювоголовых) имеются формы, вторично перешедшие к жизни в воде.

Величина тела рептилий значительно больше, чем у амфибий. Голова подвижно соединена с удлинненным туловищем при помощи шеи. У большинства видов имеется длинный хвост.

Кожа рептилий сухая и практически лишена желез. Ее наружный слой ороговеет с образованием чешуек и щитков. Такое роговое покрытие служит хорошей защитой от механических повреждений, кроме того, оно предотвращает потерю животным воды. У некоторых рептилий в более глубоких слоях кожи, под роговыми чешуями, развиваются костные пластинки. У черепах они сливаются, образуя панцирь.

Сильное ороговение и отсутствие желез, которые бы увлажняли кожу, приводит к тому, что у пресмыкающихся она уже не может выполнять функцию газообмена, как у амфибий.

Скелет почти полностью окостеневает. Он более прочен, чем у земноводных. Относительные размеры черепа, по сравнению с амфибиями, увеличиваются, повышается объем мозгового отдела. Преобразуется и форма черепа. В связи с изменением характера питания и отсутствием ротового дыхания она становится более вытянутой за счет удлинения челюстей. На боковой поверхности черепа имеются височные ямы, что позволило уменьшить массу кости и создало условия для прикрепления мощной жевательной мускулатуры. У пресмыкающихся начинается процесс образования твердого неба, который завершается у крокодилов. Происходит разделение ротовой полости и носоглотки.

Позвоночный столб подразделяется на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Первый шейный позвонок приобретает форму кольца, а его тело прирастает в виде зуба к телу второго позвонка. Это позволяет создать цилиндрический сустав между первым и вторым шейными позвонками, в результате чего животное может поворачивать голову из стороны в сторону. У змей позвоночник делится лишь на два отдела — туловищный и хвостовой.

Ребра, отходящие от грудных позвонков, при помо-

щи хрящей причленяются к груди и образуют замкнутую грудную клетку. С грудиной соединяется и пояс передних конечностей. Крестцовых позвонков — 2, а не 1, как у амфибий.

У змей замкнутой грудной клетки нет, а скелет конечностей и их поясов редуцируется.

Движения рептилий, по сравнению с земноводными, значительно разнообразнее, это становится возможным благодаря изменению положения конечностей по отношению к туловищу. У пресмыкающихся они занимают промежуточное положение между располагающимися по бокам конечностями амфибий и находящимися под телом конечностями млекопитающих. В опорно-двигательном аппарате происходят изменения, связанные с укреплением конечностей и их поясов. Увеличение прочности пояса передних конечностей обусловлено его соединением с грудиной, а пояса задних — тем, что он срастается уже с 2 крестцовыми позвонками.

В мышечной системе происходит развитие мышц шеи, благодаря которым осуществляются повороты головы. Увеличивается мускулатура ног, развиваются сгибатели и разгибатели пальцев.

Пищевой рацион большинства видов состоит из животной пищи. Многие имеют многочисленные однотипные зубы. Отделы пищеварительной системы более дифференцированы, чем у земноводных. Достаточно хорошо развиты слюнные железы. У некоторых змей и ящериц они преобразованы в ядовитые железы. Большая печень имеет желчный пузырь. Поджелудочная железа представляет собой длинное плотное тело. Желудок, имеющий толстые мышечные стенки, хорошо обособлен. Тонкая кишка переходит в толстый кишечник, который заканчивается клоакой.

Сердце рептилий трехкамерное, в желудочке появляется зачаток перегородки, которая полностью сформирована у крокодилов (их сердце уже состоит из 4 камер — 2 предсердий и двух желудочков). В левое предсердие поступает богатая кислородом артериальная кровь, идущая из легких, а в правое — насыщенная углекис-

лым газом, венозная, от всех частей тела. Благодаря наличию перегородки кровь в желудочке рептилий смешивается гораздо меньше, чем у земноводных.

От сердца пресмыкающихся отходят 3 кровеносных сосуда: легочная артерия (от правой стороны желудочка) и 2 дуги аорты — правая и левая. Легочная артерия делится на два сосуда, несущие в легкие венозную кровь. Правая дуга аорты начинается от левой части желудочка и несет артериальную кровь, которая по отходящим от аорты сонным артериям направляется к голове, а по подключичным — к передним конечностям. В левую дугу попадает смешанная кровь. Обе дуги соединяются в спинную аорту, которая разветвляется на множество артерий. Таким образом, организм рептилии снабжается (за исключением передней части туловища) смешанной кровью.

Особенности строения кожи пресмыкающихся не позволяют ей участвовать в процессе газообмена, т. е. кожного дыхания у пресмыкающихся нет. Органом дыхания у них являются легкие. Как и у амфибий, это мешковидные образования, имеющие, однако, большую внутреннюю поверхность за счет появления ячеистых структур. Легкие расположены в грудной клетке и соединены с окружающей средой хорошо развитыми дыхательными путями. Поступление в легкие воздуха осуществляется благодаря изменению объема грудной клетки в результате деятельности главным образом межреберных мышц — настоящей диафрагмы у рептилий нет. Воздух проходит через хоаны, глотку, гортань и трахею, задний конец которой разветвляется на два бронха.

Головной мозг рептилий по сравнению с мозгом амфибий имеет черты более прогрессивного развития. Передний мозг перестает быть преимущественно обонятельным. Его размеры увеличиваются (главным образом за счет развития подкорковых образований). Если у амфибий передний мозг был напрямую связан лишь с промежуточным мозгом, то у пресмыкающихся он связан уже и со средним и выступает совместно с последним в качестве центра организации поведения. Появляются зачат-

ки коры головного мозга. Мозжечок рептилий в связи с усложнением характера движений более развит.

Глаза рептилий по сравнению с амфибиями более подвижны. При аккомодации хрусталик уже не только перемещается, но и изменяет свою кривизну. Кроме подвижных век, имеется мигательная перепонка — так называемое третье веко. У ящериц и гаттерий прекрасно развит являющийся частью головного мозга теменной орган (эпифиз), который функционирует как светочувствительный аппарат. Прогрессивные изменения затрагивают органы слуха и обоняния. Органы вкуса развиты слабо. В обеспечении осязательной чувствительности большую роль играет язык.

В выделительной системе, в связи с возникшей потребностью экономить воду, а не постоянно выводить ее излишки, произошли существенные изменения. Туловищные почки земноводных заменились у рептилий тазовыми. Строение их отличается меньшей фильтрационной поверхностью клубочков и наличием более длинных канальцев, которые густо оплетены кровеносными капиллярами. В этих канальцах происходит обратное всасывание в кровь жидкости, которая попадает в них в результате фильтрации из капилляров клубочков. Образовавшаяся таким образом моча выходит через мочеточники в клоаку и накапливается в мочевом пузыре, из которого удаляется по мере его наполнения. Конечным продуктом белкового обмена является мочевиная кислота. Она практически нерастворима в воде и может выводиться без большой потери влаги.

Мужские половые органы — парные семенники — имеют округлую форму. Они соединены с семяпроводами, открывающимися в мочеточники недалеко от места их впадения в клоаку. Самцы имеют совокупительные органы, представляющие собой выросты стенок клоаки — приспособления для внутреннего оплодотворения. Женская половая система представлена двумя яичниками и яйцеводами, впадающими в клоаку.

При помощи половых органов самец вводит семя в клоаку самки. Оплодотворение яйцеклеток происходит

в верхней части яйцевода. Образовавшаяся зигота, двигаясь по яйцеводу, покрывается в средней его части белковой оболочкой, а в нижней скорлуповой. Большинство пресмыкающихся откладывают яйца, сформировавшиеся в половых путях самки, в песок, кучи листьев и т. д. Появление скорлуповой и белковой оболочек является важным приспособлением к жизни на суше, предотвращая высыхание яиц и обеспечивая их надежную защиту.

У некоторых рептилий наблюдается живорождение (например, некоторые гадюки) и яйцезиворождение (веретеница, медянка). В последнем случае оплодотворенные яйца задерживаются в организме самки до момента вылупления животного; развитие зародыша при этом происходит за счет питательных веществ яйца, в отличие от живорождения, когда питание зародыша осуществляется непосредственно материнским организмом.

8.12.7. Класс птицы

Данный класс объединяет около 8600 видов ныне живущих птиц. Их подразделяют на 2 надотряда.

Надотряд Пингвины (или Плавающие). Представители этой группы (королевский пингвин, малый пингвин, галапагосский пингвин и др.) — крупные животные, летать они не могут, основной способ передвижения — плавание. Передние конечности видоизменены в ласты. Пингвины распространены в холодных районах южного полушария — в Антарктиде и островах Субантарктики.

Надотряд Новонебные, или Типичные птицы, представлен большим количеством отрядов: страусы, гусеобразные, куриные, журавли, дрофы, кулики, чайки, совы, дятлы, попугаи, воробьиные и др.

Практически все особенности птиц связаны с освоением ими воздушного пространства и наличием приспособлений к полету.

Тело птиц имеет обтекаемую аэродинамическую форму. Оно покрыто перьями, которые делятся на *контур-*

ные и пуховые. Осевая часть пера — стержень и очин (рис. 8.26). Очином перо погружено в кожу, а от стержня отходят опахала. У контурного пера они образованы бородками первого порядка, несущими бородки второго порядка, скрепленные между собой маленькими крючочками таким образом, что образуется пластина. Стержень пухового пера — тонкий, крючков нет. Пуховое перо, бородки первого порядка которого отходят пучком от очина, называется пухом. Контурные перья придают телу характерную форму, а пуховые служат теплоизолирующим материалом. Периодически у птиц происходит смена оперения — линька.

КОНТУРНОЕ ПЕРО ПТИЦЫ

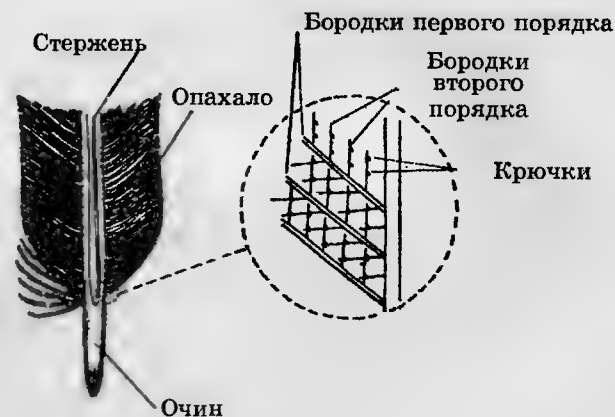


Рис. 8.26

Кожа сухая и практически лишена желез. Единственная железа — копчиковая. Она выделяет жироподобный секрет, которым птицы смазывают перья для придания им эластичности и несмачиваемости.

Осевой скелет (рис. 8.27) представлен позвоночным столбом, который разделяется на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы. Шейный отдел очень подвижен. Так, совы могут поворачивать

голову на 270°. Первые шейные позвонки имеют такое же строение, как и у пресмыкающихся. Однако подвижность позвонков сохраняется лишь в шейном отделе. Грудные позвонки, срастаясь, образуют *спинную кость*, а поясничные, крестцовые и несколько хвостовых — *сложный крестец*. Часть концевых хвостовых позвонков также срастается, образуя *пигостиль*.

К грудным позвонкам причленяются ребра, состоящие из спинного и брюшного отделов, подвижно соединенных между собой. Нижними концами брюшные отделы ребер крепятся к грудине. Спинные отделы ребер несут крючковидные отростки, налегающие на соседние ребра и таким образом придающие прочность грудной клетке. Грудина практически всех птиц имеет *киль*, который служит для прикрепления мощных грудных мышц. Со сложным крестцом неподвижно сочленены сросшиеся парные кости тазового пояса (подвздошная,

СКЕЛЕТ ПТИЦЫ

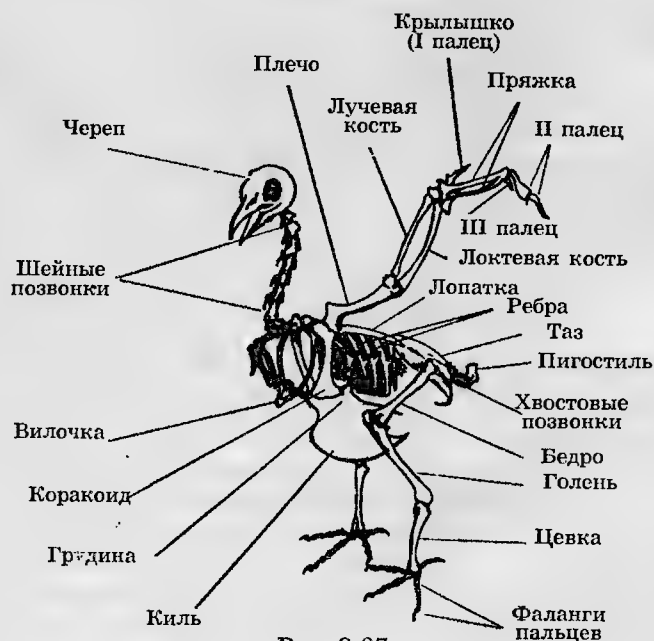


Рис. 8.27

седалищная, лобковая). Большое количество неподвижных соединений в скелете позволяет придать необходимую прочность телу птицы в полете.

Изменения в строении задних конечностей выражаются в редукции малой берцовой кости и образовании цевки в результате срастания плюсневых костей и некоторых костей предплюсны. Пальцев на ногах птиц обычно четыре, причем один направлен назад (но у попугаев и дятлов 2 пальца направлены вперед, а 2 — назад).

Передние конечности преобразованы в крылья. При этом часть костей запястья и все кости пястья срастаются, образуя пряжку; значительно редуцируются пальцы. Кости крыла соединены друг с другом таким образом, что движения осуществляются лишь в плоскости крыла. Пояс передних конечностей состоит из парных коракоидов и лопаток, а также сросшихся в вилочку ключиц.

Мышечная система птиц значительно развита и более дифференцирована, чем у пресмыкающихся. Особенно мощными являются мышцы, приводящие в движение конечности. Только грудные мышцы составляют 25% от массы всей птицы.

Череп птиц относительно велик. Имеется клюв, служащий для добывания и захвата пищи, ее механической обработки. Кроме того, при помощи клюва птицы чистят свое оперение и строят гнезда. Однако разнообразие форм клюва у птиц отражает, главным образом, характер их пищевой специализации. Острый крючок на конце у хищных помогает не только удерживать добычу (основную роль в этом играют крепкие лапы), но и разрывать жертву. У воробьиных, питающихся семенами, клюв крепкий, с режущими краями. Он позволяет разгрызать оболочки семян. Длинные клювы характерны для птиц, достающих пищу из воды (цапли) и питающихся нектаром (колибри, нектарницы), у тех же, кто ловит на лету насекомых (ласточки, стрижи), напротив, клюв короткий и приплюснут, с широким росщепом (рис. 8.28).

Зубов у современных птиц нет. В ротовую полость открываются протоки слюнных желез, которые у большинства птиц развиты слабо, а у некоторых и вовсе отсутствуют.

КЛЮВЫ ПТИЦ



Рис. 8.28

Из ротовой полости пища попадает в глотку и далее в пищевод. Для многих птиц характерно наличие зоба, представляющего собой богатое железами расширение пищевода, где пища может накапливаться, а также подвергаться воздействию пищеварительных ферментов.

Желудок птиц состоит из двух отделов: переднего — железистого, где происходит химическая обработка пищи, и заднего — мускульного, мощная мускулатура и жесткая поверхность которого обеспечивает перемалывание пищевых продуктов. Тонкая кишка развита лучше, чем у пресмыкающихся, ее внутренняя поверхность значительно увеличена за счет многочисленных ворсинок, образованных слизистой оболочкой. В двенадцатиперстную кишку (начальный отдел тонкого кишечника) открываются протоки поджелудочной железы и печени, состоящей из двух долей. У большинства видов имеется желчный пузырь, однако у некоторых, например у голубей, его нет.

Короткая толстая кишка птиц заканчивается клоакой, в которую впадают выводные протоки органов выделения и половой системы. Интенсивность процессов пищеварения у птиц крайне высока, и опорожнение кишечника происходит очень быстро.

У птиц происходит полное разобщение большого и малого кругов кровообращения. Их четырехкамерное сердце состоит из 2 предсердий и 2 желудочков. Малый круг кровообращения начинается с правого желудочка, в который венозная кровь попадает из правого предсердия. По легочной артерии, разделяющейся на правую и левую ветви, она доставляется к легким и, обогатившись там кислородом, по легочным венам поступает в левое предсердие. С левого желудочка начинается большой круг кровообращения, по сосудам которого кровь доставляется ко всем частям тела животного. Частота сердечных сокращений у птиц в покое — несколько сот ударов в минуту, а в полете достигает 1000 уд/мин и более. Благодаря этому создается быстрая циркуляция крови по сосудам, обеспечивающая высокий уровень процессов газообмена в тканях организма, хорошее снабжение их питательными веществами и удаление продуктов метаболизма. Все это совершенно необходимо птицам в связи с их активным образом жизни и большими затратами энергии во время полета.

Строение дыхательной системы и сам способ дыхания птиц отличаются от таковых у других наземных позвоночных. Птицам свойственно так называемое двойное дыхание, при котором поступление в легкие воздуха, богатого кислородом, происходит не только во время вдоха, но и во время выдоха. Это становится возможным благодаря особым образованиям — воздушным мешкам.

Парные ноздри открываются в носовую полость, сообщающуюся с ротовой, которая переходит в гортань. За последней следует трахея, дающая начало двум бронхам. Каждый бронх входит в соответствующее легкое и там ветвится, распадаясь на 15—20 вторичных бронхов, сообщающихся между собой при помощи более мелких парабронхов. От последних отходят мелкие бронхиолы, образующие воздушные капилляры, в которых и происходит газообмен (рис. 8.29). Легкие птиц приращены к спинной стороне грудной клетки. Они невелики и малоподвижны. Главный бронх и некоторые вторичные образуют воздушные мешки (тонкостенные эластичные выросты слизистой оболочки), выходящие за пределы лег-

ких и располагающиеся между внутренними органами и в трубчатых костях. Объем воздушных мешков в 10 раз больше объема легких, однако в газообмене они не участвуют а служат лишь в качестве временных резервуаров для воздуха. Их основная функция — обеспечение вентиляции легких. Кроме того, воздушные мешки предотвращают перегрев тела, так как благодаря им постоянно происходит теплообмен с внешней средой. Ныряющие птицы используют способность изменять степень наполнения воздушных мешков воздухом для облегчения погружения в воду. Функционально воздушные мешки можно разделить на передние и задние.

Постоянная аэрация легких богатым кислородом воздухом происходит в результате того, что при вдохе находящийся в них воздух нагнетается в передние воздушные мешки, в то время как вновь поступающий попадает в легкие и задние воздушные мешки. При выдохе насыщенный углекислым газом воздух из легких и передних дыхательных мешков выводится наружу, а еще не «использованный» воздух задних мешков поступает в легкие.

В покое дыхательные движения птиц осуществляются так же, как и у млекопитающих, за счет действия дыхательной мускулатуры, а поступление воздуха в лег-

СТРОЕНИЕ ЛЕГКОГО ПТИЦЫ (по Книгсли, с изменениями)

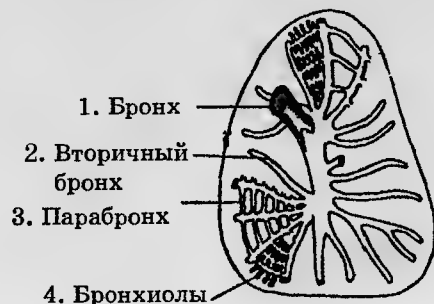


Рис. 8.29

кие происходит в результате расширения и сужения грудной клетки. Однако в полете изменение ее объема затруднено и акт дыхания осуществляется благодаря тому, что при подъеме крыльев воздушные мешки растягиваются и воздух нагнетается в дыхательную систему, а при опускании — сжимаются.

По сравнению с пресмыкающимися относительные размеры головного мозга птиц возрастают, и его масса составляет до 5—8% от массы тела. Увеличивается передний мозг за счет развития больших полушарий, обеспечивающих сложные формы поведения. У всех птиц прекрасно развит мозжечок — центр координации движений. Обонятельные доли, примыкающие к большим полушариям, невелики. Это связано с тем, что обоняние у птиц развито слабо, за исключением некоторых видов (хищники, утки, дятлы), активно пользующихся им при поиске пищи. Так, утки обнаруживают корм по запаху на расстоянии до 1,5 м.

Наибольшее значение среди органов чувств у птиц имеет зрение. Причем характерно, что среди этих животных не встречается форм с недоразвитыми глазами, а также слепых. Глаза имеют большие размеры и, как у пресмыкающихся, снабжены верхним и нижним веком, а также мигательной перепонкой. Подвижные веки некоторых птиц несут ресницы. Аккомодация осуществляется путем перемещения хрусталика, изменения его формы и изменения кривизны роговицы. Птицы обладают исключительной остротой зрения. Так, гриф, высматривая добычу, парит на высоте двух километров над землей. Поле зрения у птиц гораздо больше, чем у других животных, например у воробьиных, — 300°, в то время как у человека лишь 200°. У некоторых же (утки, вальдшнеп) оно составляет все 360°, так что животное может видеть даже то, что происходит сзади. Это возможно благодаря тому, что глаза расположены по бокам головы. Однако поле бинокулярного зрения при этом невелико и составляет максимум 60° (см. рис. 8.30). Движения каждого глаза у птиц и их зрительные восприятия, как правило, независимы. Все птицы обладают цветным зрением и способны различать оттенки цве-

тов и их сочетания. Прекрасно развитая зрительная система позволяет птицам получать информацию об окружающем их мире и хорошо ориентироваться.

Орган слуха состоит из внутреннего, среднего и наружного уха. Наружные ушные раковины отсутствуют, но у многих птиц их функцию — улавливание звука — выполняют особые подвижные ушные перья. Особенно хорошо они развиты у сов — эти животные вообще очень активно используют слуховой анализатор, так как им приходится охотиться в сумерках и темноте. Они способны очень точно определять положение источника звука. Большинство видов воспринимают звуковые колебания частотой 30—20000 Гц. Для сравнения — диапазон частот, воспринимаемый человеком, 16—20000 Гц. Слух необходим птицам и для общения. Передача звуковых сигналов имеет огромное значение в организации коллективного поведения этих животных.

ЗРЕНИЕ ПТИЦ (по Питерсону, 1973)

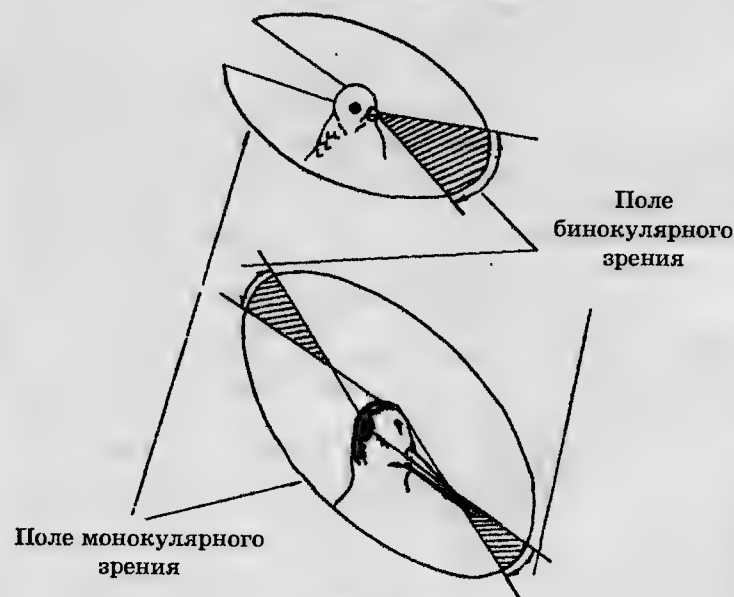


Рис. 8. 30

Вкусовые раздражения воспринимаются особыми скоплениями клеток, расположенными в стенках ротовой полости. В коже имеются свободные окончания нервов и скопления чувствительных клеток, выполняющих функцию рецепторов осязания и боли, а также воспринимающих изменения температуры.

Несмотря на то, что кожа птиц относительно непроницаема для воды, не имеет потовых желез и покрыта перьями, у них все же существует необходимость экономить воду, так как большое количество влаги теряется в результате интенсивной вентиляции легких и высокого уровня метаболических процессов. Продукты азотистого обмена выводятся из организма в виде малорастворимой в воде мочевой кислоты, что также позволяет уменьшать расход воды. Органы выделения птиц — тазовые почки. Они содержат нефроны, имеющие мелкие клубочки и длинные канальцы, поверхность которых увеличена за счет появления петли Генле. Образовавшаяся моча поступает по мочеточникам в клоаку, где из нее также всасывается часть воды. Мочевое пузыря у птиц нет, так как накопление мочи в мочевыводящих путях увеличивало бы массу тела птицы в полете.

Птицы относятся к так называемым гомойотермным (или теплокровным) животным. Они имеют постоянную температуру тела, которая обычно выше температуры окружающей среды и не зависит от ее колебаний. Поддержание высокой температуры тела (у птиц она равна 40—42°C) становится возможным благодаря интенсификации дыхания, кровообращения и пищеварения, обеспечивающих возрастание уровня процессов обмена веществ.

Мужские половые органы представлены двумя семенниками, лежащими около почек. Отходящие от них семяпроводы открываются в клоаку. Женская половая система состоит из одного левого яичника и левого яйцевода, впадающего в клоаку. У сов и хищных птиц есть и правый яичник, однако произведенные им яйцеклетки выводятся через левый яйцевод, так как правый неразвит. Оплодотворение внутреннее. Оплодотворенная яйцеклетка, продвигаясь по яйцеводу, постепенно покрывается

белковой и скорлуповыми оболочками, а затем одевается известковой скорлупой. В самом нижнем отделе яйцевода яйцо приобретает характерную для данного вида окраску (у видов, гнездящихся на земле или откладывающих яйца в открытые гнезда, она имеет покровительственное значение). Количество яиц в кладке у разных видов варьирует. Строение яйца было описано в главе 6.

Для нормального протекания процесса развития зародыша необходимо тепло, поэтому большинство птиц после откладки насиживает свои яйца. К концу инкубационного периода птенец пробивает скорлупу при помощи яйцевого зуба (особого выроста на клюве) и появляется на свет. Однако если у одних птиц (куры, гуси, журавли, страусы) птенцы вылупляются зрячими, опушенными и способными бегать и добывать себе пищу, то у других (дятлы, воробьи, попугаи) птенцы появляются слепыми, голыми или лишь слегка покрытые пухом. Они не могут прокормиться сами, и забота о потомстве полностью ложится на родителей, которые некоторое время обогревают и выкармливают потомство. В первом случае птенцы называются *выводковыми*, а во втором — *птенцовыми*. Кроме того, существует и промежуточная группа (совы, цапли, гагары).

Для многих птиц характерен *половой диморфизм*, т. е. самцы и самки имеют внешние различия в размере, окраске, характере оперения; кроме того, часто имеется разница в строении голосового аппарата.

Роль птиц в природе и их значение для человека очень велики. Птицы в естественных условиях регулируют численность многих насекомых, грызунов и растений, служащих для них пищей. Насекомоядными являются синицы, мухоловки, иволги, дятлы, ласточки, скворцы и др. Грызунов истребляют хищные птицы, совы, чайки. Пернатые опыляют растения, разносят семена, способствуя их распространению. Многих птиц человек одомашнил и вывел большое количество пород кур, гусей, индюков, голубей. Разведением птиц занимается целая отрасль животноводства — птицеводство.

Некоторые виды птиц могут наносить ущерб хозяйственной деятельности человека. Так, скворцы часто

расклеывают вишни и виноград; грачи в поисках почвенных насекомых уничтожают посеянные семена; воробьи серьезно вредят урожаю зерновых и винограда. Ряд птиц являются переносчиками болезней (грифы и вороны — сибирской язвы, воробьи — куриной холеры и т. д.). Сохранению многообразия и повышению численности редких видов птиц способствует создание благоприятных условий для их гнездования, подкормка и другие охранные мероприятия.

8.12.8. Класс млекопитающие, или звери

Класс млекопитающие — это последний из рассматриваемых нами классов позвоночных животных, представляющих собой наиболее высокоорганизованную группу во всем животном царстве. Млекопитающие населяют самые разнообразные местообитания; их можно встретить в тропических лесах и арктических пустынях, в горах и на океанических просторах. К этому классу относятся казалось бы совершенно не похожие друг на друга животные: синий кит и обыкновенный еж, африканский слон и белка, летучая мышь и кенгуру и т. д. Мы с вами также в систематическом плане принадлежим к этой группе. Что же, тем не менее, общего между всеми этими такими разными существами?

Для млекопитающих характерны следующие особенности:

1. развитие волосяного покрова на коже;
2. большое количество кожных желез: потовых, сальных;
3. наличие молочных желез, выделяющих молоко;
4. выкармливание детенышей молоком и забота о потомстве;
5. живорождение (исключение составляют однопроходные);
6. постоянная температура тела — гомойотермность;

7. интенсивное протекание основных процессов жизнедеятельности;
8. четырехкамерное сердце, 2 отдельных круга кровообращения;
9. легкие альвеолярного строения, имеется надгортанник;
10. наличие диафрагмы, разделяющей брюшную и грудную полости;
11. зубы дифференцированы на резцы, клыки, предкоренные, коренные;
12. шейных позвонков у большинства видов 7 (исключением являются дюгоны, ламантины и ленивцы);
13. относительно большие размеры головного мозга, значительное развитие коры больших полушарий, высокий уровень развития органов чувств.

В мире насчитывается около 4,5—5 тыс. видов млекопитающих, относящихся к 3 подклассам и 21 отряду, хотя некоторые специалисты выделяют всего 18 отрядов:

I подкласс — клоачные (яйцекладущие, или первозвери) с одним отрядом — однопроходные;

II подкласс — сумчатые с одним отрядом — сумчатые;

III подкласс — плацентарные (или высшие звери) с 19 отрядами: насекомоядные, рукокрылые, шерстокрылые, полуобезьяны (лемуры), обезьяны (приматы), неполнозубые, ящеры (панголины), трубкозубые, грызуны, зайцеобразные, хищные, ластоногие, китообразные, парнокопытные, мозоленогие, непарнокопытные, даманы, хоботные (слоны), сиреновые (морские коровы).

В ряду представителей этого класса в очень широких пределах изменяются размер и вес тела. Самый мелкий зверь мировой фауны, землеройка-малютка, весит всего 1,2 г и достигает 45 мм в длину, а самый крупный — синий кит, около 150 т и 33 м соответственно.

Кожа зверей представлена роговым слоем эпидермиса, мальпигиевым слоем, кориумом (собственно кожей), а также слоем соединительнотканной клетчатки,

в которой могут находиться (иногда значительные) жировые скопления. Для животных данного класса характерно большое количество роговых образований, к которым относятся: волосы (свойственны практически всем млекопитающим, кроме китообразных), а также различные их видоизменения: вибрисы или чувствительные волосы (например, «усы» у кошек), щетина (свиньи), иглы (ежи, дикобразы, ехидны); чешуи (у ящеров-панголинов); роговые пластины (броненосцы); рога у носорогов, чехлы рогов у полорогих (коров, коз); ногти (человек и другие приматы); когти (хищники, муравьеды); копыта (лошади, коровы, тапиры, бегемоты).

Часто волосяной покров бывает сильно развит и образует густой мех. Различают 2 типа волос: длинные и относительно редко расположенные, называемые остиями; короткие и густые, называемые подшерстком.

Кожа богата железами, среди которых различают: сальные и потовые. Сальные железы имеют гроздевидное тело, от которого отходят каналы, открывающиеся в волосяной сумке. Эти железы выделяют маслянистый секрет. Потовые железы имеют вид свернутых в клубок трубочек, открывающихся на поверхности тела. Млечные и пахучие железы представляют собой видоизмененные потовые железы.

Млечные железы, выделяющие молоко, необходимое для выкармливания потомства, имеют гроздевидное строение и открываются на сосках. У однопроходных (утконос, ехидна) эти железы имеют трубчатое строение и открываются не на сосках, так как их нет, а в волосяные сумки. Детеныши утконоса и ехидны просто слизывают капельки молока с шерсти матери.

Скелет имеет ряд особенностей. Поверхность позвонков ровная, а не седловидная, как у птиц, и не выпукловогнутая, как у рептилий. Позвоночный столб делится на 5 отделов: шейный (в подавляющем большинстве случаев состоит из 7 позвонков); грудной (насчитывает от 9 до 24, чаще 12 позвонков); поясничный (2—9 позвонков); крестцовый (от 4 до 9, при этом истинно крестцовых позвонков — 2); хвостовой (содержит от 3 до 49 свободных позвонков).

Пояс передних конечностей (плечевой) представлен лопатками и ключицами (отсутствуют, например, у копытных), коракоид редуцирован и срастается с лопаткой, образуя клювовидный отросток.

Свободная передняя конечность состоит из: плечевой, локтевой и лучевой костей, запястья, костей пясти и фаланг пальцев. Пояс задних конечностей (тазовый) представлен тазовыми костями (седалищной, лобковой и подвздошной). Свободная задняя конечность состоит из бедренной кости, большой и малой берцовых костей, предплюсны, костей плюсны и фаланг пальцев.

Фаланги пальцев могут быть развиты в той или иной степени в зависимости от образа жизни животных: у быстро передвигающихся и отталкивающихся от поверхности, например у лошадей (непарнокопытные), особое развитие получает только 1 палец, у антилоп (парнокопытные) — 2 пальца; у летучих мышей пальцы очень удлинены и между ними натянута перепонка крыла; у китообразных пальцы развиты, но сжаты вместе, в результате чего образуется плавник (рис. 8. 31).

Для млекопитающих характерна специализация зубов и их разделение на резцы, клыки, предкоренные и коренные. В зависимости от образа жизни и характера поедаемой пищи, для каждого вида зверей характерно определенное соотношение зубов, называемое зубной формулой. Например, зубная формула верблюда выглядит следующим образом:

$$\frac{1 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} = 34.$$

Это значит, что в каждой половине верхней челюсти помещается 1 резец, 1 клык, 3 предкоренных и 3 коренных зуба; а в каждой половине нижней челюсти — 3 резца, 1 клык, 2 предкоренных и 3 коренных зуба. Всего — 34 зуба. Зубные формулы других зверей выглядят так:

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 1}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1} = 30; \quad \frac{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 1} = 28; \quad \frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} = 44.$$

(кошек) (зайцев) (кабанов)

Для млекопитающих характерна смена молочных зубов постоянными. Зубы располагаются в особых ячейках — альвеолах.

Пищеварительная система представлена: ротовой полостью, глоткой, пищеводом, желудком и кишечником. Кишечник подразделяется на 3 отдела: тонкая кишка; толстая кишка; прямая кишка.

Хорошо развиты пищеварительные железы: печень, поджелудочная железа, железы кишечника и желудка. Характерны 4 пары слюнных желез.

В зависимости от характера потребляемой пищи желудок может иметь различное строение. У растительноядных животных желудок — сложный. У жвачных парнокопытных, например у коров, он состоит из 4 отделов: сычуг, книжка, сетка и рубец. Такой желудок выполняет роль «бродильного чана», где под действием микроорганизмов происходит расщепление целлюлозы до более простых усваиваемых организмом животного со-

ПЕРЕДНИЕ КОНЕЧНОСТИ РАЗЛИЧНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

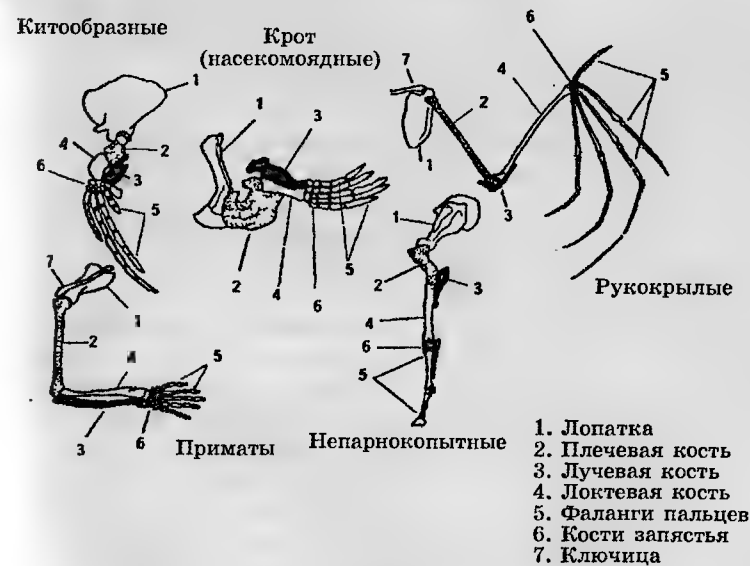


Рис. 8.31

единений. У плотоядных желудок простой и не подразделяется на отделы.

Дыхательная система представлена: носовой полостью, гортанью, трахеей, бронхами и легкими, имеющими альвеолярное строение.

Хорошо развиты голосовые связки. Имеется диафрагма. Кровеносная система характеризуется асимметричным расположением венозных стволов, а также тем, что у млекопитающих сохраняется только левая дуга аорты (более подробно о кровеносной и дыхательной системах см. в гл. 9 «Человек»).

Нервная система характеризуется, прежде всего, высоким уровнем развития головного мозга и в первую очередь коры больших полушарий. Для зверей характерен так называемый кортикальный тип строения головного мозга (от лат. cortex — кора). Поверхность коры значительно увеличена за счет образования борозд и извилин. В ней различают ассоциативные зоны, центры восприятия, а также двигательные центры. Хорошо развиты органы чувств: зрения, слуха и обоняния. Спинной мозг имеет типичное для позвоночных строение. Имеются восходящие волокна, идущие к головному мозгу (спинные столбы белого вещества), а также нисходящие — направляющиеся от головного мозга (брюшные столбы белого вещества). Соотношение масс головного и спинного мозга различается в зависимости от уровня организации (чем выше уровень организации, тем оно больше): у человека = 45:1, у китообразных = 10–15:1; у насекомоядных $\approx$ 3–5 : 1.

Выделительная система представлена парными почками, имеющими типичное строение (см. раздел «Человек»), от которых отходит мочеточник, впадающий в мочевой пузырь. Последний открывается в мочеполовой синус (а не в клоаку, как у рептилий).

Половая система самцов представлена парными семенниками, помещающимися в мошонке (исключение составляют хоботные, китообразные и некоторые другие, у которых семенники остаются в полости тела). От семенников отходят семяпроводы, открывающиеся в мочеиспускательный канал, часть которого находится в половом члене (пенисе).

Половая система самок представлена парными яичниками, фаллопиевыми трубами, маткой и влагалищем. Гамеогенез млекопитающих подробно разбирается в главах «Человек» и «Размножение и индивидуальное развитие».

У плацентных млекопитающих развитие осуществляется следующим образом: после внутреннего оплодотворения в результате дробления зиготы формируется зародыш, который питается за счет организма матери через плаценту. Плацента представляет собой пористое, пронизанное кровеносными сосудами образование. Она образуется в результате сращения тканей временного зародышевого органа — хориона со стенкой матки матери. При этом ворсинки хориона врастают в рыхлую ткань стенки матки. Необходимые для развития питательные вещества через плаценту с кровью передаются из материнского организма к зародышу, а продукты жизнедеятельности последнего поступают в кровяное русло матери. Через определенное время, по окончании беременности, происходят роды.

Рассмотрим краткую характеристику 16 наиболее известных отрядов:

Отряд однопроходные. Представители: утконос, ехидна и проехидна. Характеризуются рядом примитивных черт: наличие клоаки, отсутствие сосков, откладывание яиц, значительные колебания температуры тела.

Отряд сумчатые. Представители: кенгуру, сумчатый дьявол, коала, вомбат и др. Характерно: недоразвитие плаценты, наличие сумчатых костей и сумки, в которой вынашивают детенышей, детеныши рождаются недоразвитыми.

Отряд насекомоядные. Представители: ежи, землеройки, кроты, выхухоль и др. — самый примитивный отряд плацентарных млекопитающих.

Отряд шерстокрылые. Представитель: шерстокрыл, обитающий в Юго-Восточной Азии. Характерны черты сходства с насекомоядными, рукокрылыми и приматами. По бокам тела развита покрытая волосами перепонка.

Отряд рукокрылые. Представители: летучие мыши (вечерницы, нетопыри, подковоносы, вампиры и др.) и

крыланы. Передние конечности превращены в крылья: пальцы удлинены и между ними натянута перепонка.

Отряд лемуры. Представители: лори, индри, долгопят, кошачий лемур. Занимают промежуточное положение между насекомоядными и приматами.

Отряд приматы. Представители: мартышки, паукообразные обезьяны, шимпанзе, гориллы, человек. Характеризуются значительным развитием головного мозга, большим количеством борозд и извилин коры.

Отряд грызуны. Представители: крысы, мыши, дикобразы, белки, сурки, нутрии и многие другие. Самый многочисленный отряд. Животные, принадлежащие к этому отряду, характеризуются значительным развитием резцов (по 2 на верхней и нижней челюстях), клыков нет.

Отряд зайцеобразные. Представители: зайцы, пищухи, кролики. На верхней челюсти располагаются не 2 резца, как у грызунов, а четыре.

Отряд хищные. Представители: кошки, львы, леопарды, мангусты, куницы, волки, собаки, гиены, медведи, еноты. Имеют слабо развитые резцы, мощные клыки и коренные зубы с острыми режущими поверхностями.

Отряд ластоногие. Представители: тюлени, морские котики, моржи, нерпы и др. Характеризуются: вальковатым массивным телом, видоизмененными ластовидными передними и задними конечностями. Зубы, как правило, конической формы.

Отряд китообразные. Представители: усатые киты (синий, гренландский кит, горбач, финвал и др.) — зубы закладываются у зародышей, но у взрослых животных не развиваются, в пасть свешивается роговое образование — китовый ус; зубатые киты (дельфины, кашалот, касатки и др.) имеют хорошо развитые более или менее однородные конические зубы. У всех китов передние конечности преобразованы в плавники, а задние редуцированы. Развита горизонтальная хвостовая плавник, а также спинной плавник.

Отряд парнокопытные. Представители: свиньи, бегемоты, быки, жирафы, антилопы, олени, козы, овцы и

др. Характерно наибольшее развитие только 2 пальцев на каждой ноге.

Отряд мозолоногие. Представители: верблюды, ламы. Имеют когтевидные копытца, конечности двупалые (раньше относили к отряду парнокопытные).

Отряд непарнокопытные. Представители: лошади, тапиры, носороги, ослы и др. Характеризуются тем, что наиболее развит только 1 палец на каждой ноге (или непарное их количество).

Отряд хоботные (слоны). Представители: индийский и африканский слоны. Характеризуются значительным развитием резцов (бивни), коренных зубов всего четыре (по два на верхней и нижней челюстях), имеют хобот, который образуется в результате сращения носа и верхней губы.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

зоология, простейшие, многоклеточные, ложноножка, жгутик, ресничка, голозойное питание, микронуклеус, макронуклеус, эндоплазма, эктоплазма, циста, пелликула, шизогония, плазмодий, гаметоцит, спорозоит, клеточный рот, гастральная полость, мезоглея, книдобласт, полип, медуза, статоцит, кожно-мышечный мешок, мезенхима, гермафродитизм, основной хозяин, промежуточный хозяин, протонефридий, метанефридий, сколекс, проглоттида, финна, раздельнополость, нервный ствол, нервный ганглий, комиссура, тифлозоль, кокон, раковина, мантия, мантийная полость, радула, замкнутая кровеносная система, незамкнутая кровеносная система, велигер, глохидий, метамерия, метаморфоз, миксоцель, гемолимфа, нервная цепочка, карапакс, хелицера, педипальпа, мальпигиев сосуд, ротовой аппарат, личинка, куколка, имаго, жаберная щель, артерия, вена, сердце, предсердие, желудочек, жабры, плавательный пузырь, пояс конечности, свободная конечность, уростиль, скелет, грудная клетка, боковая линия, чешуя, перо, волос, пигостиль, цевка, пряжка, коракоид, вилочка, клюв, темной глаз, гнездовая птица, выводковая птица, половой диморфизм, клоака, живорождение, плацента.

Дайте ответы на вопросы:

1. Назовите основные отличительные признаки царства животные, а также признаки, сближающие их с растениями и грибами.
2. Дайте общую характеристику подцарства простейшие.

3. Расскажите о систематике, строении, образе жизни, размножении и значении представителей типа саркомастигофоры на примере амебы и эвглены.
4. Назовите основных представителей болезнетворных простейших и методы борьбы с протозойными инфекциями. Опишите жизненный цикл малярийного плазмодия.
5. Дайте общую характеристику представителям типа инфузорий. Расскажите об их строении, образе жизни, размножении и значении на примере инфузории-туфельки. Какие еще группы инфузорий вам известны?
6. Дайте общую характеристику типа кишечнополостные. Что такое медуза и полип? Опишите строение, образ жизни, размножение гидры обыкновенной.
7. Приведите общую характеристику плоских червей, укажите на черты более высокой организации по сравнению с предыдущими группами животных. Строение, образ жизни, размножение и значение ресничных червей на примере молочной планарии.
8. Назовите основные черты специализации у ленточных червей. Опишите жизненный цикл бычьего цепня. Назовите основные меры борьбы с паразитическими плоскими червями.
9. Приведите общую характеристику круглых червей. Расскажите об их строении, чертах специализации, образе жизни, размножении и значении на примере представителей класса нематод. Опишите жизненный цикл человеческой аскариды.
10. Расскажите о строении, образе жизни, размножении кольчатых червей на примере дождевого червя. Назовите черты их более высокой организации по сравнению со всеми предыдущими группами животных. Почему кольчатые черви считаются предковой группой для всех более высокоорганизованных типов (членистоногих, иглокожих, хордовых)?
11. Приведите общую характеристику типа моллюски. Сравните строение, образ жизни и особенности размножения у представителей классов брюхоногие и двусторчатые.
12. Приведите общую характеристику типа членистоногие, назовите черты их специализации и высокой организации.
13. Расскажите о строении, образе жизни, размножении и значении ракообразных на примере речного рака. Каких еще ракообразных вы знаете? Приведите примеры. Почему ракообразные являются одной из самых низкоорганизованных групп членистоногих?

14. Назовите черты приспособления к наземному образу жизни у паукообразных. Расскажите об их строении, образе жизни, размножении и значении на примере паука-крестовика.
15. Расскажите о строении, образе жизни, размножении и развитии насекомых. Назовите основные черты их высокой организации и специализации.
16. Какие типы жизненных циклов у насекомых вам известны? Назовите основные стадии и приведите примеры.
17. Приведите сравнительную характеристику основных отрядов насекомых (жуки, стрекозы, тараканы, прямокрылые, перепончатокрылые, двукрылые, чешуекрылые). Приведите примеры.
18. Какие виды редких и исчезающих насекомых вам известны? Приведите примеры.
19. Дайте общую характеристику типа хордовые. Назовите черты их высокой организации. Из каких этапов состоит процесс индивидуального развития хордовых?
20. Расскажите о строении, образе жизни, размножении и развитии ланцетников. Почему ланцетников называют низшими хордовыми?
21. Опишите строение, образ жизни, размножение хрящевых и костных рыб на примере акулы и окуня. Сравните эти 2 группы. Почему рыб называют первичноводными животными? Назовите основные приспособления рыб к водному образу жизни.
22. Дайте общую характеристику класса земноводные. Расскажите об их строении, образе жизни, размножении и развитии на примере лягушки. Назовите основные черты, сближающие земноводных с рыбами и с высшими наземными позвоночными.
23. Расскажите о строении, образе жизни и размножении пресмыкающихся. Почему пресмыкающихся относят к группе типично наземных животных (амниот)?
24. Дайте общую характеристику класса птицы. Расскажите о строении, образе жизни, размножении и значении птиц. Назовите основные приспособления птиц к полету. Какие отряды птиц вам известны? Приведите примеры.
25. Назовите черты высокой организации млекопитающих. Сравните млекопитающих с земноводными, пресмыкающимися и птицами, укажите на черты их сходства и различия. Назовите основные отряды млекопитающих, приведите примеры.

Глава. 9. Человек

9.1. Опорно-двигательная система

К опорно-двигательной системе относятся:

- ◆ кости;
- ◆ мышцы;
- ◆ сухожилия, связки;
- ◆ другие соединительнотканые элементы.

Кости выполняют функцию опоры и служат местом прикрепления мышц. Совокупность костей и их соединений составляет скелет. Он является пассивной составляющей опорно-двигательной системы. Скелет представляет собой каркас всего тела. Являясь жесткой конструкцией, он защищает внутренние органы от механических повреждений.

Мышцы — активная часть опорно-двигательной системы. Благодаря их сокращению приводятся в движение элементы скелета и происходит изменение положения тела в пространстве.

Сухожилия и связки — образования, построенные из соединительной ткани, посредством которых кости соединяются между собой (связки) и с мышцами (сухожилия).

9.1.1. Скелет

Скелет принято разделять на осевой (позвоночный столб, череп, грудная клетка) и добавочный (кости конечностей и их поясов) (рис. 9.1).

Позвоночник человека делится на 5 отделов (шейный, грудной, поясничный, крестцовый и копчиковый) и состоит из 33—34 позвонков. Наиболее массивные из них находятся в поясничном отделе, а позвонки крестцового отдела срослись в крестец. Между телами позвон-

ков располагаются хрящевые прослойки — межпозвоночные диски. Они выполняют функцию амортизаторов и обеспечивают подвижность позвоночника.

СКЕЛЕТ ЧЕЛОВЕКА

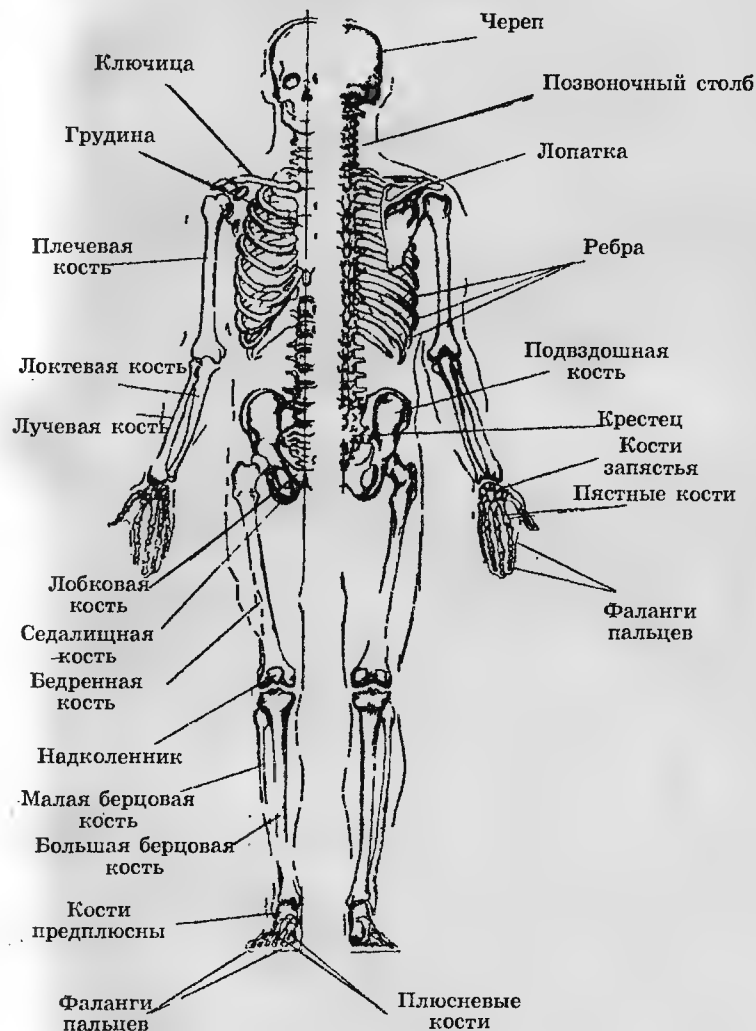


Рис. 9.1

Каждый позвонок состоит из тела и дуги, которые ограничивают позвоночное отверстие, находящееся между ними, а также отростков — остистого, поперечных и суставных. Вместе отверстия позвонков формируют позвоночный канал, являющийся вместилищем спинного мозга.

В связи с прямохождением позвоночный столб у человека имеет изгибы: 2 кривизной вперед (шейный и поясничный лордозы) и 2 — назад (грудной и крестцово-копчиковый кифозы), что позволяет смягчать сотрясения, возникающие при ходьбе.

Череп состоит из 2 отделов — лицевого и мозгового. Последний образует полость, в которой размещается головной мозг (рис. 9. 2).

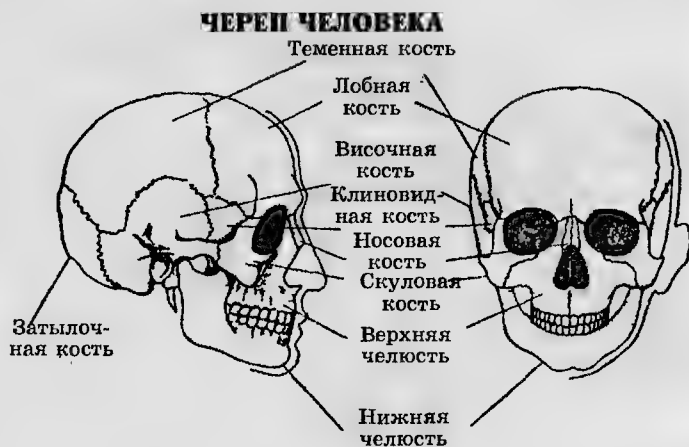


Рис. 9.2

Грудная клетка образована 12 парами ребер, сзади сочленяющимися с грудным отделом позвоночника, а спереди — с грудиной. Причем только первые 7 пар (истинные ребра) соединены непосредственно с грудиной. 8—10-я пары прикрепляются к хрящам других ребер (ложные ребра), а 11 и 12-я пары (блуждающие или колеблющиеся ребра) свободно оканчиваются в мягких тканях.

Пояс верхних конечностей (плечевой пояс) представлен плоской, треугольной формы лопаткой и S-образной ключицей. Последняя одним концом прикреплена к груди, а другим к акромиону — отростку лопатки. Ключица играет роль распорки, отодвигая плечевой сустав от грудной клетки.

На лопатке имеется суставная поверхность, которая вместе с плечевой костью образует шаровидный плечевой сустав. Свободные конечности человека имеют ту же общую схему строения, что и конечности других позвоночных. Рука состоит из плечевой, лучевой и локтевой костей, а также костей запястья, пясти и фаланг пальцев.

Пояс нижних конечностей (тазовый пояс) сформирован тремя парными костями (подвздошной, лобковой и седалищной), срастающимися между собой и образующими парные тазовые кости, прочно соединенные с крестцом.

Скелет нижней конечности состоит из бедренной, большой и малой берцовых костей, надколенника, костей предплюсны, плюсны и фаланг пальцев. С тазовым поясом он соединен посредством бедренной кости, образующей шаровидный сустав с вертлужной впадиной тазовой кости. Характерно, что в связи с прямохождением у человека кости предплюсны и плюсны формируют свод стопы.

9.1.2. Строение костей

Кости состоят из костной ткани, которая является разновидностью соединительной. В состав костной ткани входят как органические (например, коллаген), так и неорганические вещества. Именно последние, как уже говорилось, придают костям прочность.

Строение кости рассмотрим на примере трубчатой кости. Она состоит из удлиненной цилиндрической оси — *диафиза*, на концах которой располагаются шарообразные головки — *эпифизы* (рис. 9.3). В зависимости от взаимного расположения элементов костной ткани различают *компактное* и *губчатое костное вещество*. Диафиз состоит из компактного, а эпифизы, главным образом, из губчатого вещества.

БЕДРЕННАЯ КОСТЬ



Рис. 9.3

В губчатом костном веществе эпифизов содержится *красный костный мозг* — основной орган кроветворения. В нем находятся клетки, из которых образуются форменные элементы крови. Полые же трубки диафиза заполнены жировой тканью — *желтым костным мозгом*.

Поверхность кости, за исключением суставных частей, покрыта оболочкой из соединительной ткани — *надкостницей*, в которой проходят кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервные волокна. Благодаря надкостнице происходит питание костной ткани и снабжение ее кислородом. Рост кости в толщину осуществляется в результате деятельности клеточных элементов внутренней поверхности надкостницы. Помимо этого надкостница является местом прикрепления мышц.

В длину кость растет благодаря наличию между эпифизом и диафизом слоя хрящевой ткани (эпифизарного хряща), который функционирует примерно до 23 лет, а потом замещается костной тканью.

9.1.3. Соединение костей

По степени подвижности соединения костей можно разделить на:

- ♦ неподвижные;
- ♦ полуподвижные;
- ♦ подвижные.

Неподвижно соединены между собой, например, кости черепа, таза. В неподвижных соединениях кости сочленяются посредством прослоек соединительной ткани (в том числе и костной).

К полуподвижным или частично подвижным соединениям относятся межпозвоночные симфизы, суставы между костями предплечья, запястья, грудиной и ребрами.

Подвижные соединения костей — коленный, тазобедренный, локтевой, плечевой суставы и т. д.

Сустав — это подвижное (или частично подвижное) соединение костей, состоящее из следующих основных элементов: суставных поверхностей (покрытых почти всегда гиалиновым хрящом), суставной сумки, ограничивающей суставную полость, и синовиальной жидкости. Последняя вместе с гладкой поверхностью суставного гиалинового хряща уменьшает трение внутри сустава и обеспечивает скольжение суставных поверхностей.

Форма суставов может быть довольно разнообразной, что сказывается на их подвижности (рис. 9.4). Различают суставы:

- ♦ одноосные (блоковидный — между фалангами пальцев, цилиндрический — луче-локтевой);
- ♦ двуосные (седловидный — между запястьем и пястной костью большого пальца руки, эллипсоидный — лучезапястный);
- ♦ многоосные (шаровидный — тазобедренный, плоский — грудинно-ключичный).

9.1.4. Мышцы

Скелетная мускулатура приводит в движение систему костных рычагов, благодаря чему обеспечивается перемещение тела и его частей в пространстве. Кроме того, они участвуют в образовании грудной и брюшной полостей.

ТИПЫ СУСТАВОВ

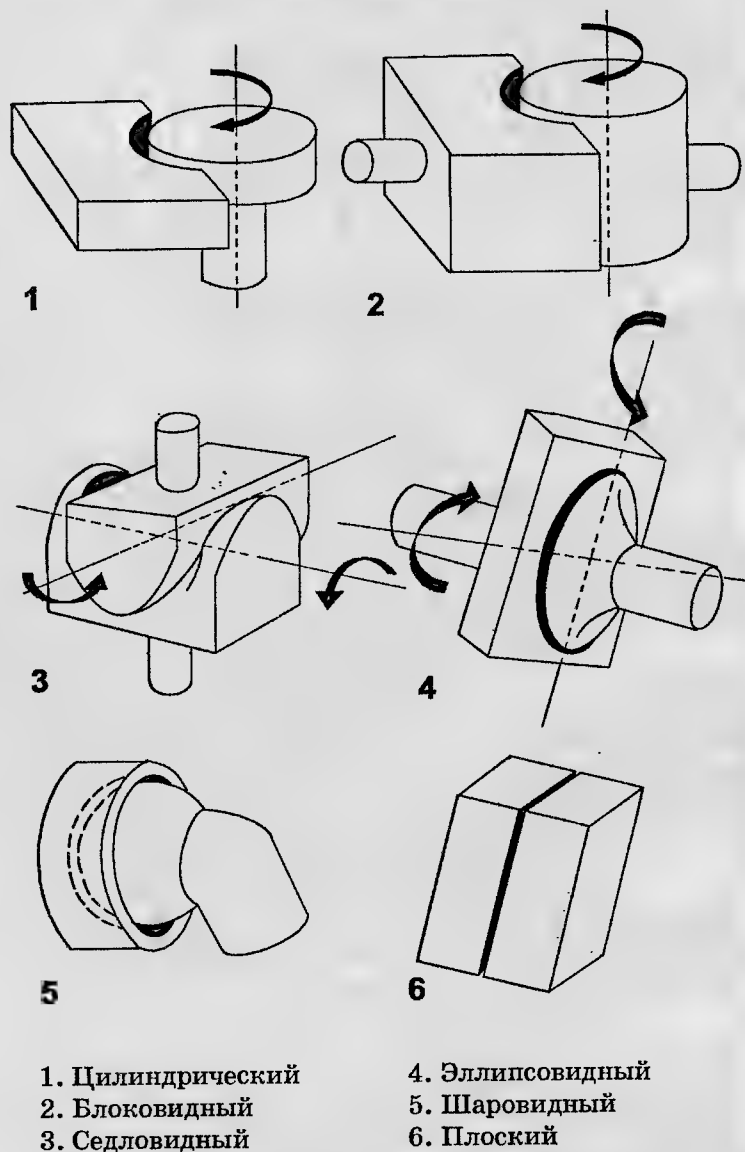


Рис. 9.4

ФОРМА МЫШЦ

(частично из Сапина, Билля, 1989)



Рис. 9.5

По форме мышцы могут быть, например, веретенообразные, одно-, дву- и многоперистые, двуглавые, двубрюшные, лентовидные, широкие. Они состоят из многочисленных *мышечных волокон*. Сила сокращения скелетной мышцы зависит от числа вовлеченных в процесс сокращения волокон. Каждое волокно, группа волокон, а также мышца в целом одеты оболочками из соединительной ткани. Наружная оболочка переходит в сухожилие, которым мышца крепится к кости.

Мышцы состоят из *головки*, *брюшка* и *хвоста*. Как правило, головка соединена с неподвижным элементом двигательной системы, так что при сокращении хвост притягивает подвижный элемент. Большинство мышц крепятся как минимум к двум различным костям. Исключение составляют мимические мышцы, которые начинаются на костях черепа и свободно заканчиваются в коже. На рисунке 9.6 изображена двуглавая мышца пле-

ДВУГЛАВАЯ МЫШЦА ПЛЕЧА

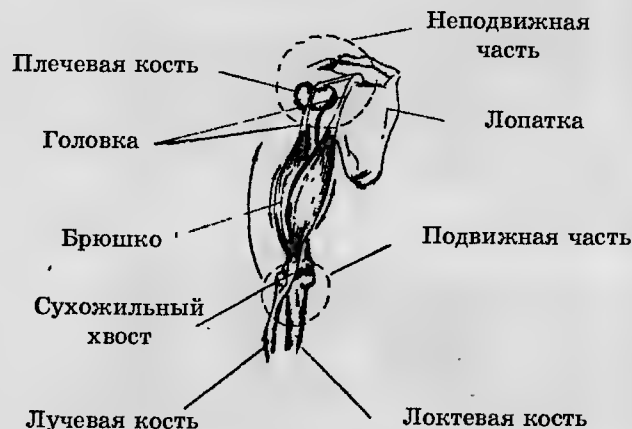


Рис. 9.6

ча. Она состоит из 2 отходящих от лопатки головок, которые, сливаясь, образуют общее брюшко, и одного сухожильного хвоста, прикрепленного к лучевой кости.

Различают *мышцы-антагонисты* и *мышцы-синергисты*. Первые оказывают противоположно-направленные действия, как, например, сгибатели и разгибатели (двуглавая мышца плеча сгибает предплечье в локтевом суставе, а трехглавая мышца плеча — разгибает); вторые — однонаправленные действия (примером может служить двуглавая мышца плеча и плечевая мышца — обе сгибают предплечье в локтевом суставе).

По расположению мышцы можно разделить на:

- ♦ мышцы головы:
- ♦ жевательные (жевательная мышца, височная мышца);
- ♦ мимические (мышца, сморщивающая бровь; щечная мышца, мышца смеха);
- ♦ мышцы шеи (грудинно-ключично-сосцевидная);
- ♦ мышцы туловища:
- ♦ мышцы спины (поверхностные — трапецевидная, широчайшая; глубокие — мышца, выпрямляющая позвоночник);

- ♦ мышцы груди (поверхностные — большая и малая грудные мышцы; глубокие — межреберные мышцы);
- ♦ мышцы живота (прямая мышца живота, наружная и внутренняя косые мышцы живота);
- ♦ мышцы конечностей (дельтовидная, трехглавая мышца плеча, портняжная мышца, четырехглавая мышца бедра).

9.2. Кровеносная система

Функциональная активность большинства клеток многоклеточных организмов поддерживается благодаря системе транспорта жидкостей, осуществляющих доставку необходимых питательных веществ и удаление продуктов жизнедеятельности. У человека, как и у других позвоночных, существует 3 типа жидкостей внутренней среды:

- ♦ кровь;
- ♦ тканевая жидкость;
- ♦ лимфа.

Тканевая (или интерстициальная) жидкость находится в межклеточных пространствах и является связующим звеном в процессах обмена между клеткой, кровью и лимфой.

Кровь состоит из плазмы и взвешенных в ней форменных элементов: эритроцитов (красные кровяные тельца) — лейкоцитов (белые кровяные тельца) и тромбоцитов (кровяные пластинки). Ее объем у взрослого человека составляет в среднем 4—6 л.

9.2.1. Плазма крови

90—91% веса плазмы приходится на воду, 6,5—8% составляют белки и примерно 2% — различные низкомолекулярные вещества (электролиты, глюкоза, мочевины и т. д.).

Электролитный состав плазмы представлен катио-

нами Ca^{2+} , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , анионами SO_4^{2-} , Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{2-} и некоторыми остатками органических кислот. Электролиты создают осмотическое давление крови и являются компонентами буферных систем, участвуя в поддержании постоянного уровня pH крови.

Белки плазмы выполняют ряд важных функций:

- ♦ трофическую (так как служат источником аминокислот);
- ♦ транспортную;
- ♦ буферную;
- ♦ защитную (являются факторами иммунитета, участвуют в свертывании крови).

Они также обеспечивают вязкость плазмы (это имеет важное значение в поддержании артериального давления), обуславливают онкотическое давление, определяющее уровень обмена жидкостью между кровью и тканями (*онкотическим* называется осмотическое давление, создаваемое белками вследствие их способности притягивать и удерживать воду).

Белки плазмы разделяются на ряд фракций методом электрофореза, основанного на различной скорости движения белковых молекул в электрическом поле. 60% всех белков плазмы составляют *альбумины*. В основном они выполняют функцию переносчиков многих веществ, транспортируемых кровью.

Фракция *глобулинов* представлена альфа-, бета- и гамма-глобулинами. В число альфа1-глобулинов входит ряд белков, с которыми связываются углеводы. В составе таких гликопротеинов циркулирует около 2/3 всей глюкозы, находящейся в плазме. К бета-глобулинам относятся белки, являющиеся переносчиками липидов и полисахаридов. Многие гамма-глобулины осуществляют защитные реакции организма. Их содержание резко увеличивается при различных воспалительных процессах.

Еще одним белком плазмы является *фибриноген*, участвующий в процессе свертывания крови. Он представляет собой растворимый предшественник фибрина, выпадающего в осадок с образованием сгустка кро-

ви. Помимо функциональных элементов (вышеперечисленных белков и электролитов) плазмой переносятся питательные вещества, витамины и микроэлементы, продукты промежуточного обмена (в первую очередь молочная и пировиноградная кислоты), гормоны, ферменты, различные шлаки (аммиак, мочевая кислота, мочевины и др.).

9.2.2. Форменные элементы крови

Эритроциты — самые многочисленные клетки крови. У мужчин в среднем содержится 5,1 млн, а у женщин — 4,5 млн эритроцитов в 1 мкл. Они образуются в костном мозге плоских костей. Эритроциты не содержат ядер, а по форме представляют собой двояковогнутый диск, что в значительной степени увеличивает величину их поверхности и способствует выполнению ими функции — транспорта дыхательных газов. Кроме того, благодаря особой форме красные кровяные тельца обладают повышенной способностью к обратимой деформации. Пластичность и отсутствие ядра позволяют им проходить через узкие изогнутые капилляры, диаметр которых меньше поперечника самих эритроцитов.

Основной составной частью этих клеток является гемоглобин — дыхательный пигмент, способный связывать кислород в капиллярах легких и освобождать его в капиллярах тканей. Гемоглобин состоит из белка глобина и четырех молекул гема, в состав которого входят атомы Fe, могущие присоединять и отдавать молекулы O_2 . Гемоглобин участвует в транспорте CO_2 от клеток тканей, где он образуется в процессе метаболизма, к легким.

Помимо химически связанного состояния как O_2 , так и CO_2 могут находиться в физически растворенном состоянии, и хотя количество таких молекул относительно невелико, они играют исключительно важную роль. Физическое растворение молекул газа в плазме является необходимым этапом в процессе их поступления в ткани или кровь.

При проведении лабораторных анализов и при ис-

следовании физико-химических свойств крови измеряют скорость оседания эритроцитов (СОЭ). Если лишить кровь способности свертываться путем добавления антикоагулянтов, то вследствие большего удельного веса эритроцитов по сравнению с плазмой они медленно оседают на дно. Скорость этой реакции зависит от содержания белков в плазме. СОЭ резко повышается в случае увеличения в крови количества фибриногена и глобулинов, что часто наблюдается при развитии воспалительных процессов. Альбумины оказывают противоположное действие на СОЭ. Кроме того, на этот показатель оказывают влияние и другие факторы, например, при уменьшении числа эритроцитов СОЭ повышается.

Лейкоциты. В отличие от эритроцитов, число которых в крови относительно постоянно, количество лейкоцитов подвержено значительным колебаниям. В зависимости от времени суток и функционального состояния оно может быть в пределах 4000—10000 на 1 мкл.

Все виды лейкоцитов способны к амебoidному движению. Благодаря этому они могут мигрировать через стенки кровеносных сосудов и выходить в межклеточные пространства. В организме более 50% лейкоцитов находятся за пределами сосудистого русла.

Еще одна особенность лейкоцитов — их способность к фагоцитозу. Обладая положительным хемотаксисом по отношению к комплексам антиген — антитело (о них мы расскажем позже), разного рода инородным агентам, токсинам и продуктам распада клеток, лейкоциты участвуют в обеспечении иммунной реакции организма. По всей видимости, для большинства лейкоцитов кровь является лишь транспортной средой, доставляющей их к тем тканям, где необходимо их наличие.

Лейкоциты делят на *зернистые* (гранулоциты) и *незернистые* (агранулоциты). В цитоплазме зернистых лейкоцитов выявляются гранулы. В зависимости от их способности окрашиваться основными и кислыми красителями, гранулоциты делят на:

- ◆ *нейтрофилы;*
- ◆ *базофилы;*

◆ *эозинофилы.*

Все типы зернистых лейкоцитов образуются в костном мозге.

К незернистым лейкоцитам относятся лимфоциты и моноциты. Лимфоциты образуются в лимфатических узлах, миндалинах, селезенке, тимусе, костном мозге, аппендиксе. Моноциты обладают наиболее выраженной способностью к фагоцитозу. Место их образования — костный мозг. В зрелом состоянии эти клетки превращаются в неподвижные тканевые макрофаги.

Тромбоциты — плоские, безъядерные образования неправильной формы, подвижны. Образуются в костном мозге путем отщепления участков цитоплазмы от особых клеток — *мегакариоцитов*. Основная роль кровяных пластинок связана с их участием в процессах остановки кровотечения и иммунных реакциях организма. Последние обеспечиваются благодаря способности тромбоцитов образовывать псевдоподии и фагоцитировать небиологические инородные тела, вирусы и иммунные комплексы.

9.2.3. Остановка кровотечения (гемостаз)

Выделяют 2 основных механизма гемостаза.

1. Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз прекращает кровотечение из мелких сосудов с низким артериальным давлением. Он обусловлен сужением сосудов и их закупоркой тромбоцитарным тромбом. При этом в области раны происходит прилипание тромбоцитов к соединительнотканным волокнам. Вследствие увеличения проницаемости мембран тромбоцитов из них выходят серотонин и катехоламины, обладающие сосудосуживающим эффектом, и АДФ, способствующая адгезии (слипанию) кровяных пластинок. В результате образуется рыхлая тромбоцитарная пробка, пропускающая плазму. Это обратимая агрегация.

Необратимая агрегация тромбоцитов наступает под

действием белка тромбина. После этого следует уплотнение образовавшегося сгустка (ретракция).

- В крупных сосудах тромбоцитарные тромбы не держат высокого давления и вымываются. Остановка кровотечения обеспечивается механизмами коагуляционного гемостаза, в ходе которого образуется более прочный фибриновый тромб, состоящий из переплетения нерастворимых волокон фибрина с захваченными ими форменными элементами крови. Схема процесса, который осуществляется в несколько стадий с участием так называемых факторов свертывания (большинство из них является ферментами, например, протромбин), представлена на рис. 9.7.

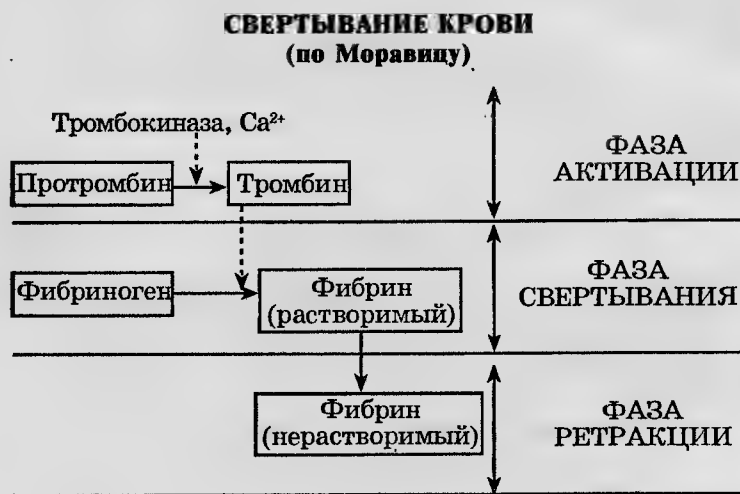


Рис. 9.7

Параллельно с ретракцией (уплотнением сгустка), однако с меньшей скоростью, начинается процесс постепенного ферментативного расщепления фибрина (фибринолиз), главным результатом которого является восстановление просвета закупоренного тромбом сосуда.

9.2.4. Иммуитет

Иммуитет, или невосприимчивость организма к инфекционным агентам и чужеродным веществам (антигенам), обеспечивается в первую очередь барьерными свойствами кожи и слизистых оболочек, выделительной функцией почек, печени, кишечника, фильтрующей способностью лимфатических узлов.

Центральными понятиями в учении об иммуитете являются «антиген» и «антитело». *Антигенами* называются природные или синтетические соединения, способные вызывать иммунный ответ. Антиген состоит из молекулы-переносчика и детерминантных групп (гаптенгов), расположенных на ее поверхности. *Антитела* — белки гамма-глобулины, образующие фракцию иммуноглобулинов, синтезируются в организме в ответ на присутствие антигена. Антитела способны распознавать детерминантные группы антигенных молекул и связываться с ними с образованием комплекса антиген-антитело. Важная роль в обеспечении реакций иммуитета принадлежит крови.

Иммуитет может быть *специфическим* — в ответ на действие определенных чужеродных агентов, к которым у организма уже выработана специфическая невосприимчивость в результате предыдущих контактов; и *неспецифическим*. Благодаря последнему обезвреживаются чужеродные агенты, с которыми организм до этого не сталкивался. В обеспечении обоих типов реакций принимают участие клеточные и гуморальные механизмы.

Неспецифический гуморальный иммуитет обеспечивается наличием в плазме веществ белковой природы, обладающих противовирусной активностью (интерферон, лизоцим) и способных подавлять рост и размножение бактерий (лизоцим, пропердин).

Неспецифический клеточный иммуитет обусловлен фагоцитарной активностью форменных элементов крови — тромбоцитов и лейкоцитов. В состав фагоцитов входят многочисленные *лизосомы*, осуществляющие деструкцию захваченных веществ. Некоторые продукты распада, высвобождаясь из фагоцитирующей клетки, могут вы-

ступать в качестве антигенов и вызывать образование антител, являясь тем самым связующим звеном между неспецифическим и специфическим иммунным ответом. Явление фагоцитоза было открыто И. И. Мечниковым в 1908 г., за что он был удостоен Нобелевской премии.

Специфический клеточный иммунитет связан с деятельностью так называемых Т-лимфоцитов. Часть лимфоцитов, образовавшихся в костном мозге, переносятся кровью в вилочковую железу (тимус), где проходят дифференцировку, превращаясь в Т-лимфоциты. После этого они вновь возвращаются в кровоток. При встрече с антигеном Т-лимфоциты пролиферируют (активно размножаются). Часть из новообразованных клеток связывается с антигеном и уничтожает его. Часть же представляет собой долгоживущие Т-клетки памяти, способные узнавать антиген и вызывать вторичный иммунный ответ, провоцируя образование большого количества Т-киллеров, уничтожающих чужеродный агент. Существуют и другие виды Т-лимфоцитов.

Специфический гуморальный иммунитет осуществляется при участии В-лимфоцитов, дифференциация которых у млекопитающих проходит в лимфоидной ткани кишечника, миндалин, аппендикса. Встречаясь с антигеном, В-лимфоциты пролиферируют с образованием клеток иммунологической памяти и плазматических клеток, отвечающих за выработку специфических к данному антигену антител. В продукции антител важную роль играют так называемые Т-хелперы. Повторный контакт с антигеном вызывает резкое увеличение в крови соответствующих иммуноглобулинов. Следует отметить, что гуморальные иммунные реакции развиваются быстрее клеточных и называются иммунными реакциями немедленного типа.

Иммунитет бывает:

- ♦ естественный пассивный — обусловленный передачей уже готовых антител от матери к ребенку при рождении и в результате кормления молоком;
- ♦ естественный активный — обеспечивается выработкой собственных антител в результате контакта с антигенами;

- ♦ приобретенный пассивный — создается путем введения в организм готовых антител. Такой иммунитет непродолжителен, его используют в лечебных целях, а также для проведения профилактических мероприятий против таких заболеваний, как столбняк, дифтерия;
- ♦ приобретенный активный — появляется при введении вакцин (некоторых количеств антигена, представленного ослабленными или убитыми бактериями, не представляющими опасности для организма, но вызывающими выработку соответствующих антител).

9.2.5. Группы крови

При смешивании крови, взятой от разных лиц, часто происходит склеивание эритроцитов между собой (агглютинация). Причина этого состоит в том, что в мембрану эритроцитов встроены различные антигены, называемые агглютиногенами, с которыми способны реагировать специфические антитела — агглютинины. В результате того, что агглютинины имеют 2 участка связывания с антигенами, при реакции они образуют своеобразные мостики, соединяющие эритроциты друг с другом. Естественно, в норме в крови не содержится агглютининов к собственным агглютиногенам. По набору агглютиногенов в эритроцитах и агглютининов в плазме кровь человека может относиться к той или иной группе. Наиболее широко распространена система АВО, в соответствии с которой выделяют 4 группы крови по содержанию антигенов А и В и агглютининов альфа и бета.

Агглютинины альфа агглютинируют эритроциты с агглютиногеном А, а бета — с агглютиногеном В.

Группа крови	Агглютиноген	Агглютинин
I	нет (0)	альфа, бета
II	A	бета
III	B	альфа
IV	A,B	нет

При переливании необходимо подбирать кровь так, чтобы плазма *реципиента* (того, кому переливают) была пригодна для жизни эритроцитов *донора*. В случае переливания относительно небольших количеств крови (до 500 мл) агглютинины донора в расчет не принимаются, так как их концентрация в крови реципиента оказывается невелика и не вызывает слипания эритроцитов. Поэтому лица с I группой крови являются универсальными донорами, а с IV — универсальными реципиентами.

По наличию или отсутствию в эритроцитах резус-фактора (Rh) кровь делят на резус-положительную (Rh+) и резус-отрицательную (Rh-). Если Rh+ кровь перелить человеку с Rh- кровью, то у него образуются специфические агглютинины, и повторное введение такой крови вызовет агглютинацию. В случае, когда у Rh- женщины развивается плод, унаследовавший от отца положительный резус, может возникнуть резус-конфликт, так как кровь ребенка проникает через плаценту в организм матери, вызывая образование антирезус-агглютининов, мигрирующих обратно в кровь ребенка.

Итак, перечислим основные функции крови:

1. Транспортная (кровь — это среда, осуществляющая транспорт в пределах организма питательных веществ, дыхательных газов, гормонов, ферментов, витаминов и проч.).
2. Трофическая (тесным образом связана с доставкой питательных веществ, поступающих в организм с пищей к тканям).
3. Поддержание гомеостаза (буферные свойства крови способствуют сохранению постоянства pH, высокая теплоемкость обеспечивает равномерное распределение тепла в организме).
4. Защитная (реализуется благодаря участию крови в остановке кровотечения и существованию механизмов, обеспечивающих протекание иммунных реакций).
5. Экскреторная (в кровь поступают продукты метаболизма клеток, удаляющиеся из организма органами выделения).
6. Передача информации внутри организма (важную роль при этом играют переносимые кровью гормоны).

СХЕМА ЦИРКУЛЯЦИИ ЖИДКОСТЕЙ ОРГАНИЗМА

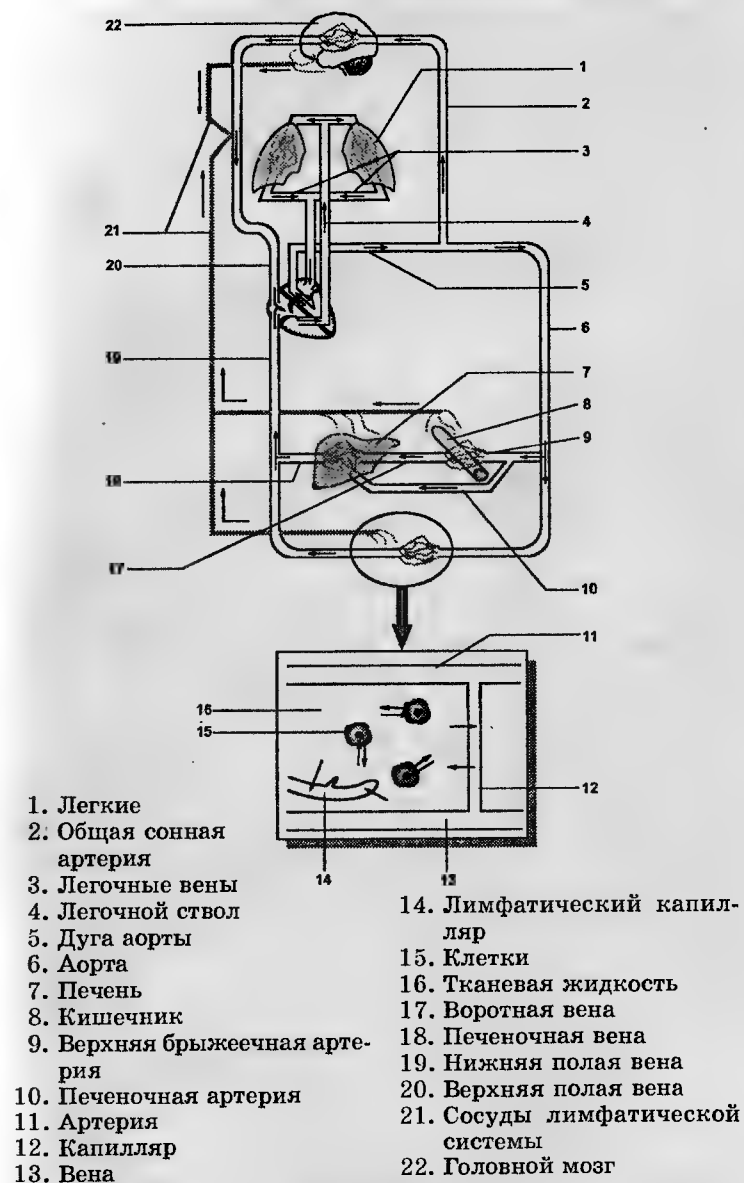


Рис. 9.8

9.2.6. Кровообращение

Все основные функции крови реализуются благодаря ее постоянной циркуляции в организме по системе кровообращения (сердечно-сосудистой системе), которая состоит из нагнетательного органа — сердца, выполняющего функцию насоса, и сосудов, доставляющих кровь к различным органам и тканям.

Кровеносная система представлена большим и малым кругами кровообращения (рис. 9.8).

Большой круг начинается с левого желудочка, из которого кровь выбрасывается в аорту, распадающуюся на артерии. Последние делятся, образуя более мелкие сосуды — артериолы. Из них кровь поступает в капилляры всех органов и тканей, обогащается углекислым газом, собирается в венулы, затем в вены и притекает к правому предсердию (в него впадают верхняя и нижняя полые вены). Отсюда она попадает в правый желудочек, с которого начинается малый круг кровообращения. Из правого желудочка кровь поступает в легочную артерию и далее в легочные артериолы и капилляры. Здесь она отдает углекислый газ и насыщается кислородом. По легочным венам кровь вновь попадает в сердце (в левое предсердие, левый желудочек) и снова в большой круг кровообращения.

Таким образом, по артериям кровь доставляется к органам, а по венам оттекает от них. Исключением является печень, которая помимо артериальной крови, поступающей по печеночной артерии, получает и венозную из воротной вены. Воротная вена печени берет начало от капиллярных сетей кишечника, селезенки и поджелудочной железы и вновь распадается на капилляры в ткани печени. Последняя осуществляет барьерную функцию, предотвращая интоксикацию организма вредными веществами, попадающими в кровь через капилляры пищеварительной системы.

9.2.7. Сердце

Движение крови по сосудам большого и малого круга кровообращения осуществляется благодаря сократительной деятельности сердца. Сердце млекопитающих

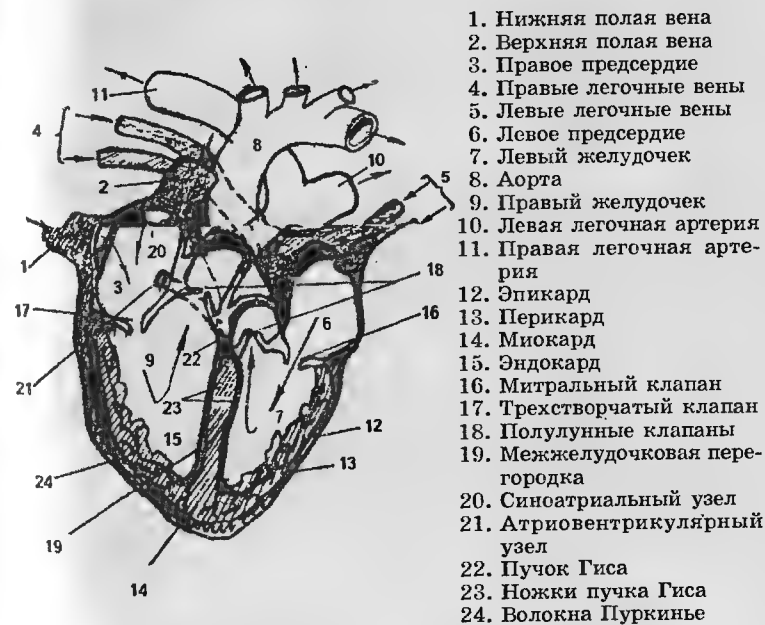
четырёхкамерное. Оно состоит из 2 предсердий, правого и левого, соединенных соответственно с правым и левым желудочками. Правая половина сердца полностью отделена от левой.

Стенка сердца состоит из 3 оболочек.

Внутренняя оболочка — *эндокард* — выстилает полость органа. Она образована главным образом соединительной тканью, покрытой эндотелием.

Средняя оболочка — *миокард* — представляет собой мускулатуру сердца. Миокард левого желудочка более развит, чем миокард правого, так как для движения крови по большому кругу кровообращения требуется больше усилий, чем по малому.

СТРОЕНИЕ СЕРДЦА



1. Нижняя полая вена
2. Верхняя полая вена
3. Правое предсердие
4. Правые легочные вены
5. Левые легочные вены
6. Левое предсердие
7. Левый желудочек
8. Аорта
9. Правый желудочек
10. Левая легочная артерия
11. Правая легочная артерия
12. Эпикард
13. Перикард
14. Миокард
15. Эндокард
16. Митральный клапан
17. Трехстворчатый клапан
18. Полулунные клапаны
19. Межжелудочковая перегородка
20. Синоатриальный узел
21. Атриовентрикулярный узел
22. Пучок Гиса
23. Ножки пучка Гиса
24. Волокна Пуркинье

Рис. 9.9

Наружная оболочка — *эпикард* — состоит из соединительной ткани.

У основания сердца эпикард загибается и переходит в *перикард* — околосердечную сумку. Пространство меж-

ду эпикардом и перикардом заполнено жидкостью, уменьшающей трение стенок сердца во время его работы. Наружный слой околосердечной сумки плотный и не способен к растяжению, препятствуя тем самым перепополнению сердца кровью (рис. 9.9).

Однонаправленное движение крови в сердце — от предсердий к желудочкам обеспечивается благодаря наличию между ними атриовентрикулярных клапанов. Левое предсердие отделено от левого желудочка двустворчатым (митральным) клапаном, а правое предсердие от правого желудочка — трехстворчатым.

При сокращении предсердий кровь через открытые клапаны попадает в желудочки. При сокращении же желудочков клапаны захлопываются, предотвращая обратный ток. Для того чтобы клапаны не выворачивались под давлением крови, они соединены с сосочковыми мышцами стенок желудочков сухожильными нитями. На выходе из сердца у основания аорты и легочной артерии расположены полулунные клапаны, каждый из которых представляет собой 3 соединительнотканых кармана, окружающих устье сосуда.

Во время расслабления желудочков кровь из артериальных сосудов устремляется в обратном направлении, и клапаны смыкаются. Это препятствует возвращению крови в сердце. Ритмическое сокращение (систола) и расслабление (диастола) сердечной мышцы обеспечивают безостановочное движение крови по сосудам. Период, включающий одно сокращение и последующее расслабление, называется *сердечным циклом*. Он длится около 0,8 с и состоит из ряда последовательных событий (рис. 9.10). Принято выделять 3 фазы сердечного цикла:

- ♦ систолу предсердий;
- ♦ систолу желудочков;
- ♦ общую паузу.

Систола предсердий длится около 0,1 с. В это время кровь через открытые атриовентрикулярные клапаны свободно поступает в расслабленные желудоч-

ки. По окончании систолы предсердий начинается систола желудочков, длящаяся 0,33 с. Под напором крови атриовентрикулярные клапаны захлопываются. Когда давление в желудочках начинает превышать давление в аорте, кровь изгоняется из сердца. Затем желудочки расслабляются. Давление в них снова падает, полулунные клапаны закрываются. Во время диастолы предсердия наполняются кровью, которая пассивно начинает притекать в желудочки. Потом следует новое сокращение предсердий, и цикл повторяется.

ФАЗЫ СЕРДЕЧНОГО ЦИКЛА



Рис. 9.10

Способность сердца сокращаться без всяких воздействий извне под влиянием возбуждения, возникающего в самом органе, называется автоматией. У всех позвоночных животных она имеет миогенную природу, связанную с наличием в миокарде видоизмененных мышечных волокон, осуществляющих спонтанную генерацию ритмических электрических импульсов. Такие участки носят название *водители ритма*, или *пейсмекеров*. В сердце человека их несколько.

В зависимости от морфофункциональных особенностей в миокарде можно выделить 2 типа мышечных волокон:

- ♦ волокна рабочего миокарда, обеспечивающие сокращения предсердий и желудочков;
- ♦ волокна проводящей системы сердца (атипическая мышечная ткань сердца), ответственные за возникновение и распространение возбуждения.

Элементы проводящей системы составляют иерархию водителей ритма, так как частоты генерируемых ими импульсов различны. В норме пейсмейкером является синоатриальный узел, частота генерируемых им разрядов в среднем составляет 70 в минуту. Возбуждение от него диффузно распространяется по рабочему миокарду обоих предсердий и достигает атриовентрикулярного узла, где, благодаря особенностям его функционирования, происходит небольшая задержка проведения возбуждения. Вследствие этого желудочки сокращаются несколько позже предсердий. Поскольку предсердия отделены от желудочков невозбудимой соединительной тканью, единственным путем, по которому возбуждение достигает желудочков, является пучок Гиса с его левой и правой ножками, получающий возбуждение от атриовентрикулярного узла и передающий его по волокнам Пуркинье к исполнительным волокнам миокарда.

Работа сердечной мышцы может изменяться в зависимости от функционального состояния организма и его потребностей. Регуляция работы сердца осуществляется нервной системой (нервная регуляция) и при помощи биологически активных веществ, переносимых кровью (гуморальная регуляция).

Нервная регуляция осуществляется через волокна симпатической и парасимпатической нервной системы.

При раздражении симпатических нервов (их центры, регулирующие работу сердца, находятся в верхних грудных сегментах спинного мозга) наблюдается усиление работы миокарда — увеличивается сила и частота сокращений, повышается возбудимость сердечной мышцы и скорость проведения возбуждения по проводящей системе сердца. Раздражение же блуждающего нерва (его

ядра расположены в продолговатом мозге) оказывает противоположный эффект.

Нервные влияния на сердечную мышцу опосредуются особыми веществами, называемыми медиаторами — именно они вызывают усиление или торможение деятельности сердца. В окончаниях симпатических нервов выделяется *норадреналин*, а в окончаниях блуждающего нерва — *ацетилхолин*. Поскольку норадреналин разрушается значительно медленнее ацетилхолина, эффект симпатической нервной системы длится несколько дольше и продолжается еще некоторое время после окончания действия раздражителя. Вообще же симпатические влияния используются для мобилизации организма в экстренных случаях, в то время как в норме регуляция деятельности сердца осуществляется парасимпатической нервной системой.

Через центры симпатических и парасимпатических нервов может осуществляться влияние на сердечную деятельность вышележащих отделов ЦНС, включая кору головного мозга.

Ряд биологически активных веществ, выделяющихся в кровь, а также изменение ионного состава межклеточной жидкости осуществляют гуморальную регуляцию. Стимулирующий эффект оказывают:

- ♦ адреналин (выделяется корой надпочечников);
- ♦ глюкагон (гормон поджелудочной железы);
- ♦ тироксин (гормон щитовидной железы);
- ♦ ионы Ca^{2+} и некоторые другие вещества.

Ацетилхолин и ионы K^+ угнетают деятельность сердца.

9.2.8. Кровеносные сосуды

Из сердца кровь попадает в артериальное русло. Стенки *артерий* состоят из 3 слоев:

- ♦ внутреннего, он представлен одним слоем плоских эндотелиальных клеток;

- ♦ среднего, в состав которого входят эластические волокна и гладкая мускулатура;
- ♦ наружного, состоящего из соединительной ткани, главным компонентом которой является коллаген.

Благодаря наличию эластических волокон в стенках, артерии и артериолы обладают *растяжимостью*. Во время систолического выброса крови в аорту ее стенки растягиваются под напором жидкости. В этой части создается область с повышенным давлением. Затем этот участок возвращается в исходное состояние, а следующий за ним расширяется и заполняется кровью. Таким образом распространяется волна колебаний стенок артерий и артериол, обусловленная повышением давления во время систолы. Она называется пульсовой волной. Ее без труда можно обнаружить, прощупывая доступные артерии, например сонную или лучевую (в области запястья).

При исследовании пульса оценивают следующие его параметры:

- ♦ частоту;
- ♦ ритм (ритмичный или аритмичный);
- ♦ амплитуду;
- ♦ крутизну нарастания пульсовой волны.

Естественно, что «вручную» такие замеры провести весьма сложно, для этой цели используют специальные датчики измерения давления и объема, помещаемые на кожу.

Эластические свойства артериальных сосудов обеспечивают превращение в периферических артериях пульсирующего кровотока в непрерывный.

Давление в артериальной системе во время сердечного цикла колеблется около некоторой средней величины, принимая максимальное значение во время систолы (это систолическое давление), и снижается во время диастолы (диастолическое давление). Измерение давления в артериях производят при помощи сфигмоманометра Рива—Роччи, представляющего собой резиновую манжету и грушу для нагнетания воздуха, соединенную с манометром.

В норме у человека систолическое давление в плечевой артерии составляет 100—120 мм ртутного столба, а диастолическое — 70—80 мм рт. ст. Разница между систолическим и диастолическим называется *пульсовым давлением*.

Давление крови в артериях может колебаться благодаря изменениям просвета сосудов в результате сокращения гладкой мускулатуры их стенок, иннервация которой осуществляется симпатической нервной системой. Чем дальше от сердца расположена артерия, тем больше гладкомышечных волокон находится в ее стенках. Основное сопротивление кровотоку оказывают артериолы. Изменяя величину просвета, они выполняют 2 основные функции: регулируют уровень артериального давления (его колебания существенно отражаются на функциональном состоянии организма человека) и обеспечивают необходимую величину снабжения кровью капилляров различных органов и тканей.

Капилляры представляют собой тончайшие сосуды, состоящие из одного слоя эндотелиальных клеток. Различают два типа капилляров — магистральные, прямую соединяющие артериолы и венулы, и капилляры, являющиеся боковыми ответвлениями от магистральных, они образуют обширные сети, пронизывающие все части тела.

Благодаря наличию магистральных капилляров, регулируются процессы микроциркуляции крови в тканях. Скорость движения крови в капиллярах низка, что способствует протеканию обмена веществ между кровью и интерстициальной жидкостью благодаря диффузии, а также фильтрации и реабсорбции. Два последних процесса осуществляются в зависимости от соотношения гидростатического и онкотического давлений крови и межклеточной жидкости. Мельчайшие поры в плазмолеммах клеток и межклеточных пространствах эндотелия стенок капилляров делают его проницаемым для воды и низкомолекулярных соединений, таких как глюкоза, минеральные соли и др. Проще всего через мембраны эндотелия осуществляется транспорт жирорастворимых

веществ и дыхательных газов, поскольку он идет по всей поверхности стенок капилляров. Высокомолекулярные соединения из-за своих размеров не могут покинуть кровяное русло через поры. Их перенос может осуществляться путем пиноцитоза.

Строение *вен* отличается от строения артерий гораздо менее развитым мышечным слоем, вследствие чего их стенки имеют большую способность растягиваться. Поэтому при повышении давления в венах может накапливаться значительное количество крови, из-за чего их называют емкостными сосудами. Просвет венозных сосудов шире, и они оказывают меньшее сопротивление движению крови. Сила систолического выброса не способна обеспечить поступление венозной крови обратно в сердце, кроме того, этому препятствует достаточно высокое гидростатическое давление в венозных сосудах при вертикальном положении тела. Считается, что движение крови в венах обусловлено главным образом действием 3 факторов:

1. Сокращением мышц, которые сдавливают стенки сосудов. Этот факт делает понятным то огромное значение, которое имеют физические упражнения в профилактике сердечно-сосудистых заболеваний. Наличие клапанов препятствует обратному току крови (это еще одна отличительная черта строения вен).
2. Наличием дыхательного насоса — во время вдоха давление в грудной клетке падает, и это способствует поступлению крови главным образом в верхнюю полую вену из соседних сосудов.
3. Присасывающим действием сердца. В момент систолы желудочков и изгнания из них крови перегородка, разделяющая предсердие и желудочек, отклоняется, подсасывая поступающую в сердце кровь.

9.2.9. Лимфа

Лимфа выполняет функцию дренажной системы, возвращая в кровоток жидкость, отданную тканям, и удаляя избыток интерстициальной жидкости (рис. 9.8).

Лимфа осуществляет транспорт многих всасывающихся в желудочно-кишечном тракте питательных веществ, в частности жиров. С ее током производится удаление продуктов жизнедеятельности, не реабсорбирующихся в кровеносных капиллярах. Кроме этого, лимфа участвует в реакциях иммунитета.

Лимфатическая система состоит из *лимфатических капилляров, сосудов и 2 лимфатических протоков* (грудного и шейного), впадающих в подключичные вены. По пути к венам лимфа проходит через лимфатические узлы, представляющие собой своеобразные фильтры, в которых задерживаются чужеродные частицы. Составной частью этих фильтров являются лимфоциты, концентрирующиеся в лимфатических узлах и обеспечивающие защиту организма от инфекций. Ток лимфы осуществляется благодаря сокращению скелетной мускулатуры, окружающей лимфатические сосуды, ритмическому сокращению стенок самих сосудов, а также благодаря созданию отрицательного давления в грудной полости при вдохе. Обратному движению лимфы препятствует наличие клапанов в лимфатических сосудах.

9.3. Дыхательная система

Энергия, необходимая для поддержания жизнедеятельности организма, выделяется в ходе окисления органических веществ и аккумулируется в химических связях макроэргических молекул. В ходе этого процесса образуется углекислый газ, который подлежит удалению из организма.

Сущность дыхания состоит в потреблении организмом кислорода и выделении углекислого газа. При этом последовательно осуществляются следующие процессы:

1. вентиляция легких;
2. газообмен между альвеолярным воздухом и кровью капилляров легких;
3. транспорт газов кровью;
4. обмен дыхательными газами между капиллярной

сетью большого круга кровообращения и клетками органов и тканей;

5. биологическое окисление в клетках.

9.3.1. Органы дыхания. Динамика процессов

Кислород воздуха попадает в кровь, а углекислый газ выводится из организма благодаря наличию органов дыхания, к которым относятся *легкие* и связывающая их с атмосферным воздухом *система воздухоносных путей*. Они представлены *полостью носа, рта* (если дыхание осуществляется через рот), *глоткой, гортанью, трахеей и бронхами* (рис. 9.11).

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

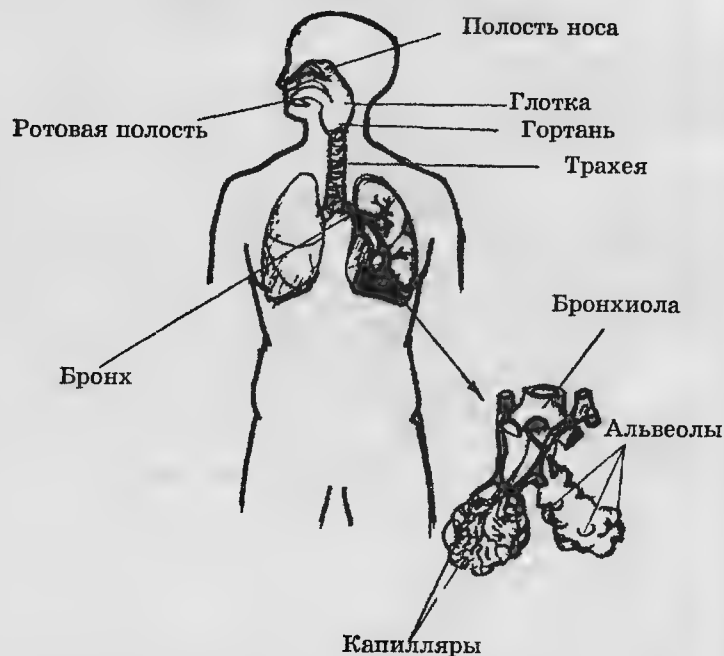


Рис. 9.11

Вдыхаемый воздух из носовой или ротовой полости проходит через глотку и попадает в гортань. Голосовая щель, соединяющая их, защищена специальным хрящом — *надгортанником*, предотвращающим попадание пищи в дыхательные пути во время еды. В гортани находятся располагающиеся горизонтально в 2 ряда эластичные перепонки — *голосовые связки*. При звукообразовании они напряжены, а голосовая щель закрыта и открывается лишь на короткое время под давлением выдыхаемого воздуха. Изменение натяжения голосовых связок вызывает изменение частоты их колебания при прохождении воздуха, а следовательно, и высоты звука.

Следующим отделом воздухоносных путей является трахея. Ее стенки укреплены хрящами в виде незамкнутых колец, разрезом обращенных к пищеводу. Трахея делится на 2 бронха, каждый из которых разветвляется на более мелкие. Правый дает начало 3 бронхам, идущим в 3 доли правого легкого, а левый — 2, направляющимся в 2 доли левого легкого. В обоих легких каждый бронх образует многочисленные бронхиолы. Стенки последних, в отличие от бронхов, уже не имеют хрящей и состоят только из гладкой мускулатуры и соединительной ткани, содержащей эластические волокна. Самые мелкие из бронхиол — респираторные — переходят в альвеолярные ходы, сообщающиеся с альвеолярными мешочками, содержащими альвеолы (рис. 9.11). Внутренняя поверхность альвеол выстлана эпителиальными клетками, покрытыми слоем жидкости (*сурфактанта*). Последняя имеет важное значение в транспорте O_2 , так как он лучше растворяется в фосфолипидах, входящих в состав сурфактанта, чем в воде. Наружная поверхность альвеол оплетена сетью многочисленных капилляров. Их стенки содержат эластические волокна и коллаген, придающие им гибкость.

При газообмене кислород, содержащийся в воздухе, диффундирует через клетки эпителия стенок альвеол (предварительно растворяясь в слое сурфактанта) и эндотелий капилляров и попадает в плазму крови. Там он соединяется с гемоглобином эритроцитов и в таком виде

транспортируется к местам потребления. Углекислый же газ, доставляемый с кровью к легким, высвобождается там и выводится из организма во время выдоха.

Диффузия дыхательных газов и их обмен между альвеолярным воздухом и кровью осуществляются за счет *разности их парциального давления в альвеолах и напряжения в крови. Парциальное давление газа в газовой смеси пропорционально его процентному содержанию в ней и общему давлению в смеси. А напряжение газа в жидкости — это та сила, с которой молекулы газа стремятся выйти из раствора.* Поскольку напряжение O_2 в венозной крови, поступающей к капиллярам малого круга кровообращения, ниже его парциального давления в альвеолярной смеси газов, кислород диффундирует в кровь. Напряжение CO_2 , напротив, выше, чем его парциальное давление в альвеолах, и он переходит из крови легочных капилляров в альвеолярный воздух. Эти же механизмы лежат и в основе обмена газов между кровью капилляров большого круга кровообращения и тканями.

Та часть дыхательной системы, где не происходит газообмена, называется *функциональным* (или физиологическим) *мертвым пространством*. В него входит часть альвеолярного пространства, которое вентилируется, но не омывается кровью, и анатомическое мертвое пространство, к которому относится просвет воздухоносных путей вплоть до перехода бронхиол в альвеолы. Несмотря на то, что в анатомическом мертвом пространстве не осуществляется, собственно, процесс газообмена, оно выполняет, помимо вентиляции легких, ряд важных вспомогательных функций. Благодаря наличию ресничного эпителия, а также клеток, выделяющих слизь и серозную жидкость, в стенках воздухоносных путей происходит фильтрация воздуха и очистка его от пыли и других инородных частиц. Кроме того, воздух здесь увлажняется и согревается.

Легкие находятся в грудной клетке и отделены от ее стенок *плевральной полостью*, которая образована 2 листками тонкой эластичной оболочки — *плевры*. Один из них (париетальный) выстилает внутреннюю поверх-

ность грудной клетки, а другой (висцеральный) покрывает сами легкие. Пространство между листками плевры непроницаемо для воздуха и заполнено жидкостью, уменьшающей трение между ними во время дыхательных движений. Давление в плевральной полости на 5—7 мм рт. ст. ниже атмосферного, поэтому легкие всегда находятся в расправленном состоянии.

Поступление воздуха в легкие и его изгнание из них происходит в результате вдоха и выдоха, осуществляемых благодаря работе дыхательной мускулатуры.

При вдохе сокращаются *инспираторные мышцы* (наружные межреберные и диафрагма). В расслабленном состоянии диафрагма представляет собой купол с сухожильным центром, от которого радиально отходят мышечные волокна. Она отделяет полость грудной клетки от брюшной полости. При сокращении диафрагма становится более плоской, опускаясь в среднем на 3—4 см. Сокращение наружных межреберных мышц обеспечивает приподнимание ребер. Работа инспираторной мускулатуры вызывает увеличение объема грудной клетки и растяжение легких, в результате чего в них поступает воздух.

Выдох обычно представляет собой процесс расслабления мышц, участвующих в организации вдоха. В итоге ребра опускаются. Интенсивный выдох сопровождается сокращением внутренних межреберных мышц и мышц брюшной стенки.

Различают *брюшное* и *грудное* дыхание. В первом случае вдох осуществляется преимущественно за счет работы диафрагмы, а во втором — за счет сокращения межреберных мышц. Физиологически наиболее эффективным является брюшное дыхание, поскольку оно обеспечивает более глубокую вентиляцию легких и облегчает венозный возврат крови от органов брюшной полости к сердцу.

Интервал от начала одного вдоха до начала следующего составляет *дыхательный цикл*. Его продолжительность в среднем 3—5 с. Уровень вентиляции легких, определяемый частотой и глубиной дыхания, широко варьи-

рует в зависимости от физиологических потребностей организма.

Для описания величин, связанных с вентиляцией легких, наиболее часто применяют следующие показатели:

- ♦ дыхательный объем (количество воздуха, которое человек вдыхает и выдыхает при спокойном дыхании; составляет около 0,5 л);
- ♦ жизненная емкость легких (наибольшее количество воздуха, выдыхаемого после максимального вдоха, фактически является показателем подвижности легких и грудной клетки);
- ♦ функциональная остаточная емкость (количество воздуха, остающегося в легких после спокойного выдоха);
- ♦ общая емкость легких (количество воздуха, содержащееся в легких на уровне максимального вдоха);
- ♦ остаточный объем (количество воздуха, остающееся в легких после максимального выдоха).

9.3.2. Регуляция дыхания

Осуществление произвольных процессов вдоха и выдоха происходит благодаря деятельности дыхательного центра, расположенного в головном мозге. Продолговатый мозг содержит 2 пары дыхательных ядер, 2 из которых являются центрами вдоха и непосредственно управляют сокращением диафрагмы, а 2 — центром выдоха. Помимо этого, нейроны, связанные с регуляцией дыхания, содержатся в варолиевом мосту, образуя так называемый пневмотаксический центр. Он осуществляет переключение со вдоха на выдох. При разрушении этого центра вдох становится затянутым и чрезвычайно глубоким.

Основным фактором, оказывающим воздействие на деятельность дыхательного центра, является афферентная стимуляция, поступающая от центральных и периферических *хемо-* и *механорецепторов* дыхательной системы.

Хеморецепторы, чувствительные к концентрации CO_2 и H^+ в крови, имеются в продолговатом мозге, каротидном синусе (он расположен в области бифуркации сонной артерии) и дуге аорты. Каротидный синус и дуга аорты, кроме того, имеют рецепторы, реагирующие на изменение концентрации O_2 в крови. Наиболее существенное влияние на параметры дыхания оказывает изменение содержания CO_2 в крови. Рост напряжения углекислого газа (гиперкапния) и снижение pH артериальной крови вызывают увеличение глубины и частоты дыхания. Влияние же понижения напряжения O_2 в крови (гипоксия) опосредуется лишь периферическими рецепторами, находящимися в каротидном синусе и дуге аорты, что приводит к увеличению минутного объема дыхания.

Механорецепторы дыхательной системы участвуют в регуляции паттерна дыхания. В гладкомышечном слое трахеи и бронхов расположены рецепторы растяжения, возбуждение которых нарастает по мере растяжения дыхательных путей и легких, что, в конечном итоге, вызывает торможение нейронов в центре вдоха, и начинается выдох. Возбуждение части рецепторов зависит от скорости растяжения легких. Этот механизм обеспечивает регуляцию частоты дыхания.

В верхних дыхательных путях есть рецепторы, при раздражении которых возникают защитные дыхательные рефлексы — чихание и кашель, предотвращающие попадание инородных тел в легкие. Рефлекторная задержка дыхания при глотании препятствует попаданию пищи в дыхательные пути во время еды.

Поскольку дыхательная мускулатура представлена поперечнополосатыми мышцами, человек может произвольно менять глубину и частоту дыхания. Таким образом, в регуляции дыхания принимает участие и кора больших полушарий.

Характер дыхания в значительной степени изменяется в зависимости от вида деятельности человека, его функционального состояния, эмоционального фона, условий среды. На параметры дыхания могут оказывать влияние и различные гормоны. Так, повышение содер-

жания в крови адреналина при испуге, физической или умственной работе приводит к увеличению вентиляции легких. Возрастает она также при повышении уровня прогестерона при беременности.

9.4. Пищеварительная система

Для восстановления пластических и энергетических затрат в процессе жизнедеятельности организму необходимо поступление питательных веществ. Однако лишь очень немногие из них (простые сахара, витамины) способны усваиваться и использоваться клетками тканей в том виде, в котором они поступают в организм. Функцию физической и химической переработки пищи, в результате которой во внутреннюю среду организма поступают вещества, способные включаться в обменные процессы, выполняет система пищеварения. Она состоит из *пищеварительной трубки* и *желез* (слюнных, поджелудочной и печени) (рис. 9. 12). Процессы переваривания осуществляются при участии секреторной и моторной функций пищеварительного тракта.

Пищеварительные ферменты представлены 3 основными группами гидролаз:

1. протеазами (протеолитическими ферментами) — осуществляющими разложение белков через ряд последовательных стадий до аминокислот;
2. липазами — гидролизующими жиры с образованием глицерина и жирных кислот;
3. карбогидразами — расщепляющими углеводы до моносахаров.

Эти ферменты вырабатываются секреторными клетками пищеварительных желез и входят в состав пищеварительных соков — желудочного, поджелудочного, кишечного, а также слюны.

Механическое измельчение и перемешивание пищи, облегчающее ее химическое разложение ферментами пищеварительной системы в желудочно-кишечном тракте, осуществляется благодаря сокращению мышц, расположенных в его стенках.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

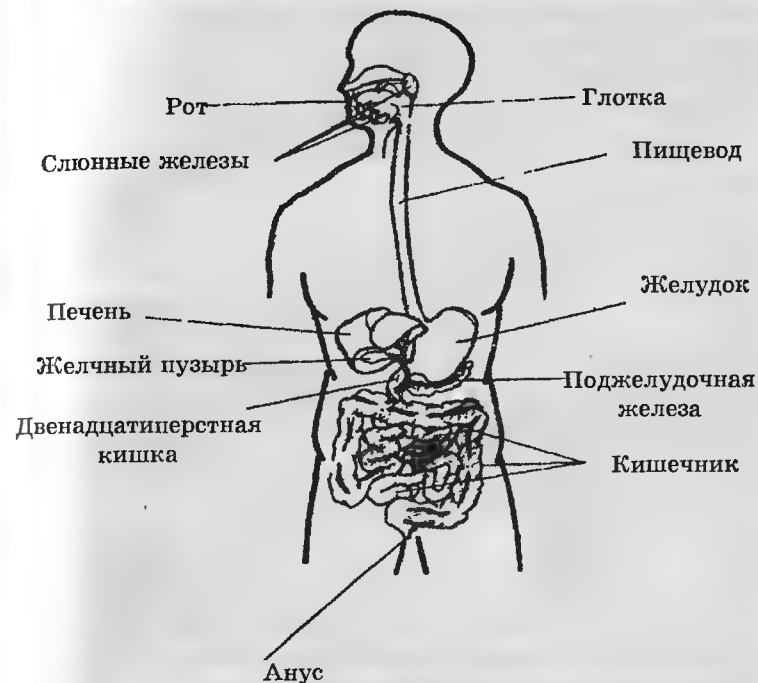


Рис. 9.12

После переваривания осуществляется всасывание продуктов гидролиза питательных веществ, воды, солей, витаминов из желудочно-кишечного тракта в кровь и лимфу и выведение непереваренных остатков из организма. Помимо этого пищеварительная система выполняет экскреторную функцию, участвуя в выделении некоторых продуктов обмена веществ, например мочевины и желчных пигментов.

Стенки пищеварительной трубки на всем ее протяжении состоят из 4 слоев: серозной, мышечной, подслизистой и слизистой оболочек.

Серозная оболочка — наружный слой пищеварительной трубки, состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Мышечная оболочка представлена внутренним слоем кольцевых мышц и наружным слоем продольных. Волнообразные сокращения кишечной трубки (перистальтика) обусловлены координированной работой этих мышц. В желудке мышечная оболочка состоит из 3 слоев: наружного (продольного), среднего (циркулярного) и внутреннего (косого).

Подслизистая основа состоит из соединительной ткани, содержащей эластические волокна и коллаген. В ней располагаются нервные сплетения, кровеносные и лимфатические сосуды. Здесь же могут находиться и железы, выделяющие слизь.

Слизистая оболочка представлена железистым эпителием, секретирующим слизь, а в некоторых местах и пищеварительные ферменты. Его клетки располагаются на базальной мембране, под которой находится соединительная ткань и мышечные волокна.

9.4.1. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта

Обработка пищи начинается в ротовой полости, где происходит анализ ее вкусовых качеств, измельчение в процессе жевания, смешивание со слюной и формирование пищевого комка.

Слюна выделяется тремя парами слюнных желез и множеством железок, расположенных в слизистой оболочке щек. В ее состав входят ферменты, неорганические соли и слизь (муцин). Слюна увлажняет и ослизняет принятую пищу, участвуя тем самым в формировании пищевого комка и облегчая его проглатывание.

Содержащийся в слюне фермент *амилаза* осуществляет начальный этап гидролиза углеводов, однако пища в ротовой полости находится недолго и действие ферментов слюны продолжается в желудке. В зависимости от потребляемой пищи состав и количество слюны могут изменяться. Сухая пища вызывает более обильное выделение секрета, чем жидкая.

Для установления зависимости между видом пищи

и составом слюны И. П. Павловым был разработан метод выведения на поверхность кожи выходного отверстия протоков слюнных желез. В лаборатории Павлова было показано, что выделение слюны происходит как *безусловно-рефлекторный* акт в результате раздражения рецепторов слизистой оболочки рта (возбуждение этих окончаний передается в продолговатый мозг — в центр слюноотделения и активирует центробежные волокна, иннервирующие слюнные железы). Кроме того, слюна может выделяться и лишь при запахе или виде пищи. Поскольку в этом случае деятельность слюнных желез происходит до начала безусловного слюноотделения, она была названа *условно-рефлекторной*.

Из ротовой полости пища в результате глотания попадает в пищевод. Глотание представляет собой рефлекторный акт, состоящий из ряда последовательных стадий. Однако лишь первая из них является произвольной, поскольку только в стенках верхней части пищевода содержатся *поперечнополосатые мышечные волокна*. На всем же остальном протяжении располагается только *гладкая мускулатура*. Попадание пищи в пищевод вызывает *перистальтические* сокращения его стенок и передвижение пищевого комка. Как только он достигает конечной части пищевода, происходит расслабление сфинктера на границе с желудком, куда и попадает пищевая масса.

В желудке происходит депонирование пищи и ее дальнейшая физическая и химическая переработка. Благодаря перистальтическим сокращениям его стенок, пища постепенно перемешивается с желудочным соком. Процесс этот осуществляется достаточно медленно, так что в то время как наружная часть пищевого комка подвергается действию желудочных ферментов в его внутренней части, амилаза слюны продолжает расщеплять углеводы до тех пор, пока не будет нейтрализована кислой средой желудка. Смешанная с желудочным соком пищевая масса называется *химусом*.

Желудочный сок секретируется 3 типами клеток, расположенных в слизистой оболочке.

1. *Главные клетки* продуцируют *пепсиноген* — вещество предшественник *пепсина*, который представляет собой смесь нескольких протеаз, активных при разных значениях pH.
2. *Добавочные клетки* секретируют слизь (муцин).
3. *Обкладочные клетки* выделяют соляную кислоту (HCl).

Перечисленные типы клеток располагаются в слизистой желудка неравномерно. Таким образом, пищеварительный сок, выделяемый разными отделами желудка, имеет различный состав.

Соляная кислота, вырабатываемая добавочными клетками, выполняет следующие функции:

- ♦ активирует превращение пепсиногена в пепсин;
- ♦ создает кислую среду, необходимую для осуществления гидролитической активности пепсина;
- ♦ вызывает набухание и денатурацию белков;
- ♦ оказывает бактерицидное действие;
- ♦ участвует в регуляции деятельности пищеварительного тракта.

Пепсин осуществляет гидролиз белков с образованием полипептидов. Количество фермента в желудочном соке в значительной степени зависит от количества и качества пищи. Помимо этого в состав пищеварительного сока входит *липаза*, оказывающая слабый гидролитический эффект на жиры.

Муцин образует оболочку, тесно прилегающую к слизистой желудка. Считается, что он защищает ее от различных физических и химических раздражителей и самопереваривания ферментами желудочного сока.

Регуляция секреции желудочного сока

Принято выделять 3 перекрывающиеся во времени фазы желудочной секреции, связанной с приемом пищи:

- ♦ мозговую;
- ♦ желудочную;
- ♦ кишечную.

Во время каждой из них реализуются различные механизмы воздействия на слизистую желудка.

Мозговая (цефалическая) стадия начинается при виде пищи, ощущении ее запаха и воспроизведении обстановки, предшествующей кормлению. Она обусловлена действием *условных рефлексов*, связанных с *ожиданием* пищи. Как только пища попадает в рот, к этому добавляются *безусловно-рефлекторные* влияния раздражения рецепторов ротовой полости и глотки. В результате происходит усиление выделения желудочного сока.

Существование этой фазы доказывалось опытами с «мнимым» кормлением, проведенными И. П. Павловым на собаках с изолированным желудочком. У подопытного животного изолировали участок желудка, сохраняя при этом его кровоснабжение и иннервацию, и вживляли в «новообразованный» желудок фистулу таким образом, что можно было собирать образующийся там желудочный сок. Кроме того, проводилась операция эзофаготомии, не позволяющая пище проникать в желудок. Суть ее заключалась в перерезке пищевода и выведении образовавшихся концов наружу в области шеи. Результаты этих опытов показали, что «мнимое» кормление приводит к обильному выделению желудочного сока. Больше того, если регулярно перед кормлением собака слышала звон колокольчика, то через некоторое время сам этот раздражитель начинал вызывать секрецию слюны и желудочного сока.

Мозговая фаза осуществляется благодаря возбуждению определенных центров в лимбической системе и гипоталамусе, передающемуся по волокнам блуждающего нерва, а также выработке желудочными железами гормона — гастрин, стимулирующего секрецию HCl.

Вторая фаза желудочной секреции наступает при механическом и химическом раздражении полости желудка попавшим в него пищевым комком. Она так же, как и первая, имеет нервную (рефлекторное влияние желудочного сока на раздражение механорецепторов слизистой оболочки) и гуморальную (посредством выделе-

ния гастрина) регуляцию. Особенности желудочной фазы были изучены в опытах с изолированным желудочком.

Секреция желудочного сока во время *третьей, кишечной, фазы* сначала возрастает, а потом снижается. Повышение секреции вызывается нервными и гуморальными влияниями, идущими от двенадцатиперстной кишки в результате попадания в нее недостаточно переваренной пищи с высокими значениями рН. Когда в тонкий кишечник начинает поступать кислый химус, а также жир, секреция желудочного сока тормозится.

Среди многочисленных факторов, оказывающих влияние на желудочную секрецию, можно выделить эмоциональный. Чувство тревоги, страха, тоски подавляет выработку пищеварительного сока и моторику желудка; ярость, гнев, раздражение оказывают противоположный эффект.

Из желудка химус попадает в двенадцатиперстную кишку — начальный отдел тонкого кишечника, в котором происходит гидролиз питательных веществ до мономеров и осуществляется всасывание образовавшихся продуктов.

Основную роль в процессах пищеварения в тонком кишечнике играют поджелудочная железа и печень, протоки которых открываются в двенадцатиперстную кишку (рис. 9.12).

Поджелудочная железа выделяет сложный по составу секрет — *панкреатический (поджелудочный) сок*. Он имеет слабощелочную реакцию (рН около 8) и содержит различные ферменты, такие как амилаза, липаза, нуклеаза (расщепляет нуклеиновые кислоты). Протеазы выделяются клетками поджелудочной железы в виде предшественников ферментов трипсина и химотрипсина и некоторых других, осуществляющих гидролиз полипептидов до аминокислот. Активация этих ферментов происходит в просвете кишечника. Количество и ферментный состав панкреатического сока напрямую зависят от количества и характера пищи: преобладание углеводов в рационе вызывает увеличенную секрецию амилазы, жира — липазы, а белков — протеаз.

Клетки печени осуществляют выработку *желчи*. Этот процесс происходит постоянно. Образовавшийся секрет либо поступает в двенадцатиперстную кишку во время пищеварения, либо накапливается, в *желчном пузыре* (при этом его состав несколько изменяется), поэтому говорят о печеночной и пузырной желчи. В состав желчи входят желчные кислоты, пигменты, холестерин, белки, витамины, неорганические ионы и некоторые другие вещества.

Желчь эмульгирует жиры, увеличивая тем самым поверхность, на которой осуществляется их гидролиз липазой. Несмотря на то, что в желчи не содержится пищеварительных ферментов, она облегчает процесс пищеварения, активируя панкреатические и кишечные ферменты и нейтрализуя кислую реакцию химуса. Кроме того, в ней растворяются продукты гидролиза жиров, что способствует их последующему всасыванию. Желчь обладает бактериостатическим действием, активирует моторную и секреторную деятельность тонкой кишки и оказывает тормозное влияние на желудочное пищеварение. Важная роль принадлежит желчи в обменных процессах организма.

Слизистая оболочка 12-перстной кишки секретирует ряд ферментов, обладающих гидролитической активностью и составляющих *кишечный сок*. Его значение в процессах пищеварения, однако, не так велико, как значение сока поджелудочной железы.

В тонком кишечнике помимо *полостного* пищеварения (когда ферменты гидролиза располагаются в просвете желудочно-кишечного тракта, где и действуют на пищевую массу) происходит следующий этап — *пристеночное* пищеварение, осуществляемое ферментами, фиксированными на наружной мембране клеток слизистой. Источником гидролитических ферментов могут быть как сами клетки кишки, так и пищеварительный сок поджелудочной железы и тонкого кишечника. Слизистая оболочка в тонком кишечнике образует многочисленные пальцевидные выросты (ворсинки), благодаря которым ее поверхность значительно увеличивается. Клетки,

расположенные на поверхности ворсинок, имеют микроворсинки, образованные складками их плазматических мембран.

Пристеночное пищеварение, осуществляющееся на мембранах микроворсинок, тесно связано с процессами всасывания образующихся продуктов гидролиза. Моторная деятельность кишечника направлена на переваривание и растирание пищи и на ее направленное передвижение.

Следующим отделом желудочно-кишечного тракта является толстый кишечник. Он отделен от тонкого сфинктером. Роль толстой кишки в переваривании пищи невелика. Оно осуществляется ферментами, поступившими вместе с химусом из тонкой кишки, и незначительным количеством сока самого толстого кишечника.

Основная масса белков, жиров и углеводов расщепляется и всасывается в тонком кишечнике. В толстую же кишку поступают переваренные остатки, а также растительная клетчатка, не поддающаяся гидролизу ферментами кишечного сока. Ее деградация происходит благодаря действию бактериальной флоры толстого кишечника.

Бактерии участвуют в разложении ряда других веществ, синтезе витаминов К и В, подавляют развитие патогенных микроорганизмов. Нарушение нормальной микрофлоры вызывает заболевание, называемое *дисбактериозом*.

Всасывание в толстом кишечнике воды приводит к уплотнению переваренных остатков пищевых масс и формированию кала, который выводится из организма в результате акта дефекации.

9.4.2. Всасывание

Полость пищеварительной трубки фактически является внешней средой для организма. Суть процесса всасывания в желудочно-кишечном тракте заключается в переносе веществ из его просвета в кровь и лимфу, который осуществляется посредством механизмов пассивно-

го и активного транспорта. Всасыванию в основном подвергаются микромолекулы.

В разных отделах пищеварительного тракта интенсивность всасывания неодинакова. Так, в ротовой полости этот процесс практически не осуществляется, поскольку здесь еще не происходит разложения биомолекул до мономеров, да и продолжительность пребывания пищи в этом отделе пищеварительной трубки невелика. Из желудка во внутреннюю среду организма попадает некоторое количество воды и минеральных солей, глюкоза, алкоголь.

Ведущая роль в процессе всасывания принадлежит тонкому кишечнику. Как мы уже упоминали, его слизистая оболочка имеет многочисленные ворсинки, каждая из которых содержит один лимфатический сосуд и сеть кровеносных капилляров (рис. 9.13). Ворсинки способны постоянно сокращаться благодаря наличию в них мышечных элементов. Во-первых, это способствует улучшению контакта химуса со стенками кишечника; во-вторых, при сокращении ворсинки лимфа из ее централь-

СТРОЕНИЕ ВОРСИНКИ ТОНКОЙ КИШКИ

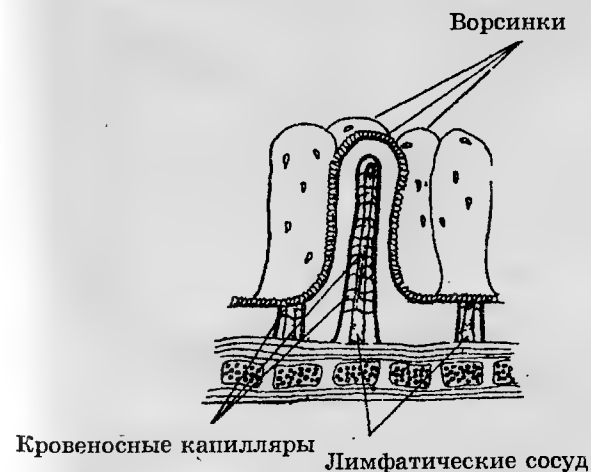


Рис. 9.13

ного лимфатического сосуда выдавливается, что создает в нем отрицательное давление и обуславливает его присасывающее действие, облегчая тем самым всасывание.

Поскольку основная часть продуктов пищеварения поступает в кровь и лимфу в тонком кишечнике, всасывание питательных веществ в толстой кишке невелико. Зато в этом отделе пищеварительной трубки значительным является всасывание воды и некоторых минеральных солей.

9.5. Обмен веществ

Для поддержания жизнедеятельности и необходимого уровня функциональной активности физиологических систем организм человека, как и любая другая «живая система», должен осуществлять постоянный обмен веществ и энергии с окружающей средой. Эти 2 процесса тесным образом взаимосвязаны, поскольку источником энергии и пластическим материалом, необходимым организму, служат питательные вещества, содержащиеся в пищевых продуктах, — белки, жиры, углеводы. Кроме этих 3 классов веществ, составляющих основу пищи, она содержит ряд соединений (например, соли, витамины), не имеющих большой энергетической ценности и не выполняющих функцию строительных блоков, из которых состоят компоненты клеточных и тканевых структур. Тем не менее эти вещества играют важную роль в протекании различных биохимических реакций и участвуют в регуляции обмена веществ.

Обмен веществ (метаболизм), как уже упоминалось, складывается из анаболизма и катаболизма. Анаболизм состоит из процессов биосинтеза, продукты которого идут на построение тела организма. В ходе же катаболизма происходит распад структурных элементов последнего из веществ, поступивших с пищей. При этом анаболические реакции требуют дополнительных затрат энергии, а катаболические сопровождаются ее выделением.

Следует упомянуть о существовании еще двух терминов. *Ассимиляция* — понятие, сходное с понятием

анаболизм, имеющее, однако, более широкий смысл и обозначающее не только процессы построения специфических элементов организма, но и *потребление питательных веществ*. Термин *диссимиляция* часто употребляют как синоним катаболизма.

Несмотря на то, что с энергетической точки зрения питательные вещества взаимозаменяемы, пищевой рацион обязательно должен включать некоторое количество белков, жиров и углеводов, поскольку продукты их распада используются не только для восполнения энергетических затрат, но и для построения и реконструкции специфических структур организма.

9.5.1. Белки

Физиологическая роль белков, потребляемых с пищей, состоит в том, что они являются основным элементом пластического обмена организма, являясь источником «строительного материала». Поступившие с пищей белки подвергаются расщеплению до своих структурных элементов — аминокислот. Продукты, содержащие белки, не могут быть заменены продуктами, содержащими жиры и углеводы. Дело в том, что лишь часть аминокислот, входящих в состав белковых молекул, может быть синтезирована в организме. Это так называемые *заменимые аминокислоты*. Другая же часть (*незаменимые аминокислоты*) синтезирована быть не может, поэтому должна поступать вместе с пищей. Основными источниками белков для человека являются: мясо, яйца, рыба, фасоль, горох, бобы.

В отличие от углеводов и жиров, в организме не происходит накопления и запасаания белков. Если с пищей поступило большее их количество, чем необходимо для удовлетворения текущих потребностей, продукты гидролиза (аминокислоты) подвергаются биохимическим изменениям и включаются в реакции метаболизма. Часть аминокислот, неиспользованная в качестве структурных элементов и энергетического материала, дезаминируется (лишается группы — NH_2). Оставшиеся углеродные

последовательности трансформируются и включаются в реакции углеводного обмена. Отщепившийся азот выводится из организма с мочой в виде мочевины.

9.5.2. Жиры

Жиры являются важной частью пищевого рациона. Они входят в состав многих продуктов питания: мяса, рыбы, молока. А такие продукты, как сало, масло, практически полностью состоят из жиров. Как правило, растительные жиры отличаются от жиров животного происхождения тем, что содержат в своем составе больше ненасыщенных жирных кислот.

При гидролизе в организме жиры (глицериды) расщепляются на глицерин и жирные кислоты, некоторые из которых являются *незаменимыми*, так как не могут синтезироваться в организме человека (например, некоторые ненасыщенные кислоты — линолевая, линоленовая).

Как и другие питательные вещества, жиры принимают участие в *пластическом* и *энергетическом* обмене. Их окисление приводит к высвобождению гораздо большего количества энергии, чем окисление белков и углеводов. Кроме того, жиры могут *накапливаться* в организме, образуя универсальное депо энергетически ценного материала. Поступающие в организм в избыточном количестве углеводы и часть белков могут трансформироваться в жир, что приводит к росту его отложений. При необходимости запасенный таким образом жир может превращаться в гликоген и использоваться в реакциях углеводного обмена.

9.5.3. Углеводы

Растительная пища — фрукты, овощи, зерновые культуры — представляет для человека основной источник углеводов, главным из которых является полисахарид *крахмал*.

Углеводы — *главный источник энергии* в организ-

ме, поскольку их расщепление более доступно, чем расщепление липидов, хотя распад углеводов и приводит к высвобождению меньшего числа калорий, чем деградация тех же количеств жира. Расщепление глюкозы (гликолиз) уже рассматривалось нами в разделе «Метаболизм».

Углеводы могут запасаться в небольших количествах в *печени* и *мышцах* в виде *гликогена*. Продукты расщепления белков и жиров (аминокислоты и жирные кислоты), трансформируясь, способны включаться в углеводный обмен. На рис. 5.1. показана взаимосвязь обмена белков, жиров и углеводов.

9.5.4. Витамины

Витамины — сложные биоорганические соединения, совершенно необходимые для нормального протекания процессов обмена веществ, не синтезирующиеся (или синтезирующиеся недостаточно) в организме. Витамины не используются в качестве источников энергии и не являются строительным материалом в клетках.

Недостаток в организме того или иного витамина может служить причиной ряда нарушений обменных процессов. Такие состояния носят название гиповитаминозов, или в случае полного отсутствия вещества — авитаминозов. Следует иметь в виду, что не только недостаток, но и избыток витаминов (гипервитаминоз) может нанести вред организму, хотя такие состояния и редки. Описаны также случаи полигиповитаминоза, при которых наблюдается нехватка сразу нескольких витаминов. Помимо недостатка витаминов в пище, гиповитаминозы могут быть вызваны генетическими дефектами системы трансформации витаминов. При этой причине одни гиповитаминозы удается излечить ударными дозами витаминов (такие гиповитаминозы называют витаминзависимыми), другие же гиповитаминозы (витаминрезистентные) неизлечимы и зачастую летальны.

К витаминам относятся совершенно разные в химическом отношении вещества. Современная классифика-

ция витаминов не является совершенной, она построена на их растворимости. По этому критерию выделяют 2 группы витаминов:

— жирорастворимые: А, D, E, K.

— водорастворимые: группы В (B_1 , B_2 , B_3 , B_6 , B_{12} , B_c), РР, Н, С, Р.

Существует особая группа веществ, препятствующая реализации биологической роли витаминов в организме, — *антивитамины*. По механизму действия их разделяют на 2 группы. В первую входят структурные аналоги витаминов, которые не обладают активностью витаминов, но занимают их место, например в молекулах ферментов. При этом такие дефектные структуры не могут выполнять свои функции. Ко второй группе относятся вещества, препятствующие всасыванию витаминов либо ускоряющие их разрушение.

В настоящее время известны антивитамины многих витаминов. Например, антагонистом витамина К является вещество дикумарол, витамина B_2 — атербин, акрихин, витамина B_6 — циклосерин, и т.д. Антивитамины применяются в медицине в качестве противоопухолевых и антибактериальных средств.

Витамин А (ретинол). Известно 3 витамина группы А: A_1 , A_2 и цис-форма витамина A_1 , которые различаются количеством двойных связей. Биологическая роль ретинола многообразна — он необходим для роста костей, формирования клеток эпителия, альдегидная форма витамина А (ретиноль) участвует в процессах фоторецепции (при соединении с липопротеином опсином образует родопсин — зрительный пигмент животных). Одним из проявлений авитаминоза А является куриная слепота — неспособность различать предметы в сумерках. Витамин А широко распространен в продуктах животного происхождения (в печени, молоке и молочных продуктах, рыбьем жире). В растениях (морковь, шпинат) содержится в виде провитаминов: α -, β - и γ -каротинов. Суточная потребность взрослого человека в витамине А — 2,7 мг (или 2 — 5 мг β -каротина).

Витамин D (кальциферол). Биологическая роль ви-

тамина изучена недостаточно. Главной его функцией считают участие в регуляции обмена кальция и фосфора и регуляцию остеогенеза. Известны все виды нарушения количества поступающего витамина D: авитаминоз (вызывает остеопороз, связанный с частичным рассасыванием костного вещества), гиповитаминоз (рахит — заболевание, связанное с уменьшением содержания фосфора и кальция в тканях организма, наиболее серьезно отражается на костной и нервной тканях) и гипervитаминоз (прием очень больших доз может привести к летальному исходу). Витамин D содержится в яичном желтке, молочном жире, растительных маслах, образуется в коже при действии солнечного света.

Витамин К (антигеморрагический фактор). Биологическую роль витамина К связывают с его участием в свертывании крови (отсюда его второе название). Он принимает участие в синтезе протромбина, а также необходим для биосинтеза четырех факторов свертывания крови (II, VII, IX, X). Обнаружены и другие его функции. Гиповитаминоз К относительно мало характерен для человека, поскольку витамин К частично синтезируется микрофлорой кишечника. Витамином К богаты многие растения (например, капуста). Суточная потребность в нем точно не определена, достаточной считается доза в 1 мг.

Витамин Е (токоферол). Витамин Е обладает рядом биологических функций, являясь главным антиоксидантом в животных организмах. Он поддерживает протекающие в организме свободнорадикальные процессы на стационарном уровне. У человека гиповитаминоз по витамину Е мало распространен, поскольку это соединение в больших количествах содержится в растительных маслах и способно накапливаться в организме. Суточная потребность в нем, по приблизительным оценкам, составляет около 5 мг.

Витамин B_1 (тиамин). Активной формой витамина B_1 является тиамин пирофосфат, который является коферментом нескольких ферментов: пируватдегидрогеназы, α -кетоглутаратдегидрогеназы, принимающих

участие в цикле Кребса, и некоторых других. Гипо- и авитаминоз B_1 приводит к развитию ряда заболеваний, наиболее известным из которых является *бери-бери*. Случаи гипервитаминоза B_1 не известны, поскольку он быстро разрушается и выводится из организма. Витамином B_1 наиболее богата растительная пища, особенно злаки. Суточная потребность в нем — 1,2 — 2,2 мг.

Витамин B_2 (рибофлавин). Из рибофлавина образуются коферменты ФАД и ФМН, которые являются кофакторами ферментов оксидоредуктаз, в частности оксидаз аминокислот и участников электрон-транспортной цепи. У людей описаны гипо- и авитаминоз B_2 , которые сопровождаются слабостью мышц и поражением глаз. Витамин B_2 содержится почти во всех животных и растительных продуктах. Суточная потребность в нем — 1,7 мг.

Витамин РР (никотиновая кислота, никотинамид). Существует 2 формы витамина РР: никотиновая кислота и ее амид — никотинамид, обладающие одинаковой активностью. Иногда в качестве их синонима употребляется название *ниацин*. Биологическая роль витамина РР состоит в том, что из него образуются НАД и НАДФ — коферменты оксидоредуктаз, осуществляющих реакции окисления (преимущественно НАД-содержащие) и биосинтеза (НАДФ-зависимые). Нехватка и отсутствие витамина РР в пище приводит к развитию заболевания под названием *пеллагра*, которая проявляется в поражении кожи (дерматит), пищеварительной (изъязвления слизистой) и нервной системы. Витамин РР содержится в мясе, рыбе, хлебе, молоке, печени, чае. Суточная потребность в нем — 18 мг.

Витамин B_3 (пантотеновая кислота). По химическому строению является комплексным соединением β -аланина и производного масляной кислоты. Витамин B_3 является предшественником коэнзима А. Последний осуществляет перенос ацильных групп и в составе различных ферментов участвует в реакциях окисления (в том числе в клеточном дыхании) и биосинтеза. Клинические проявления недостатка витамина B_3 различны:

дерматиты, невриты, мышечные судороги и др. Пантотеновая кислота содержится практически во всех пищевых продуктах, к тому же она частично синтезируется кишечной микрофлорой. Суточная потребность в ней 3—5 мг.

Витамин B_6 (пиридоксин). Известны 3 формы витамина B_6 — пиридоксин, пиридоксаль и пиридоксамин. Активными являются их фосфорилированные формы — пиридоксальфосфат и пиридоксаминфосфат. Они выступают коферментами ферментов трансаминаз, осуществляющих синтез аминокислот и биогенных аминов. У человека недостаточность витамина B_6 встречается редко, она приводит главным образом к развитию дерматитов. Витамин B_6 содержится в молоке, яйцах, овощах, мясе и рыбе, кроме того, он частично образуется кишечной микрофлорой. Суточная потребность в нем точно не установлена, по косвенным расчетам, она составляет около 2 мг.

Витамин B_{12} (кобаламин). Кобаламин обладает, пожалуй, самым сложным среди всех витаминов химическим строением. Биологическую роль связывают не с самим витамином, а с B_{12} -коферментами (или кобамидными коферментами). Ферменты, в состав которых они входят, осуществляют 2 типа реакций: перенос метильной группы и перенос водорода при изомеризации. Гиповитаминоз B_{12} приводит к развитию анемии Аддисона—Бирмера, а авитаминоз — к расстройству деятельности нервной системы. Особенностью витамина B_{12} является то, что он синтезируется только бактериями. Содержится он в пище животного происхождения, главным образом в печени. Может синтезироваться и микрофлорой кишечника при условии поступления с пищей кобальта. Суточная потребность — 0,003 мг.

Витамин B_c (фолиевая кислота). Восстановленная форма витамина B_c — тетрагидрофолиевая кислота является коферментом ряда ферментов и переносит одноуглеродные остатки. Гиповитаминоз встречается редко, вызывает анемию, нарушение биосинтеза ДНК в клетках костного мозга. Фолиевой кислотой богаты зеленые

листья растений. Содержится она также в печени и мясе. Кишечная микрофлора синтезирует ее в достаточных количествах. Суточная потребность — 1—2 мг.

Витамин Н (биотин). Биотин представляет собой продукт соединения мочевины и валериановой кислоты. Биологической активностью обладает его производное биоцитин. Он является коферментом ряда ферментов, осуществляющих реакции 2-х типов: карбоксилирование (присоединение CO_2) и транскарбоксилирование (перенос $-\text{COOH}$ групп), используемых в процессе синтеза многих соединений (жирных кислот, аминокислот, пуринов и др.). Гиповитаминоз Н встречается довольно редко и изучен недостаточно. При нем отмечено развитие дерматитов. Биотин содержится в печени, почках, желтке яйца, картофеле, луке и др. Значительное количество биотина синтезируется микрофлорой кишечника. Суточная потребность в нем — 0,25 мг.

Витамин С (аскорбиновая кислота). Активной формой этого витамина является сама аскорбиновая кислота (L-изомер). В организме витамин С выполняет несколько функций, важнейшими из которых является его участие в реакциях гидроксилирования, обменных процессах в соединительной ткани, регуляции свободнорадикальных реакций. Кроме того, витамин С является антиоксидантом. При недостатке аскорбиновой кислоты поражаются многие системы организма и развиваются различные заболевания, среди которых — цинга, анемия, сердечная недостаточность. Источником витамина С являются свежие растительные продукты: цитрусовые (лимоны), перец, капуста и др. Относительно суточной дозы существуют различные мнения: от 75 мг до 7 г.

Витамин Р (биофлавоноиды). В группу витамина Р объединяют различные химические соединения, в основе которых лежит структура флавонона. Биологическая роль витамина Р заключается в том, что он стабилизирует соединительную ткань, ингибируя фермент гиалуронидазу. Действие витаминов С и Р тесно взаимосвязано. Гипо- и авитаминоз Р приводит к поражениям кровеносной системы и ряду других дисфункций. Главным источником

являются продукты, богатые также и витамином С. Суточная потребность в витамине Р не установлена.

9.6. Выделение

Выделение выполняют главным образом почки, легкие и потовые железы. Кроме того, в процессах выделения участвуют печень (выводит из организма ряд вредных веществ и конечных продуктов обмена гемоглобина и холестерина) и желудочно-кишечный тракт. Несмотря на то, что почки играют первостепенную роль в процессах выделения, их функция в организме этим не ограничивается. Они выделяют ряд биологически активных веществ, а также участвуют в регуляции объема жидкостей организма; поддержании постоянства их ионного состава; поддержании кислотно-щелочного равновесия; регуляции артериального давления. Таким образом, почки являются органом, обеспечивающим поддержание постоянства внутренней среды организма (гомеостаза).

9.6.1. Почки

Почки — это парные образования бобовидной формы, лежащие по бокам от позвоночника на задней стенке брюшной полости. Они находятся на уровне границы грудного и поясничного отделов позвоночника.

Снаружи каждая почка одета плотной капсулой. На ее поперечном срезе можно различить *корковое* и *мозговое* вещество. Последнее образует около 10 пирамид, основанием обращенных к корковому слою. Между ними располагаются *почечные столбы*, которые представляют собой участки коркового вещества. Пирамида с прилегающим к ней почечным столбом образует *почечную долю*. В центре вогнутого края находятся *ворота почки*. Здесь расположено расширенное устье мочеточника — *почечная лоханка*. В нее открываются со-

СТРОЕНИЕ ПОЧКИ



Рис. 9.14 а

сочковые протоки, расположенные на вершинах пирамид. В области ворот почки в нее входят кровеносные сосуды (почечные артерия и вена), лимфатические сосуды, нервы (рис. 9.14а).

Отходящие от почек мочеточники открываются в мочевой пузырь, лежащий в области малого таза. Это полый орган, вместимость которого составляет примерно 500 мл.

Структурной и функциональной единицей почки

НЕФРОН

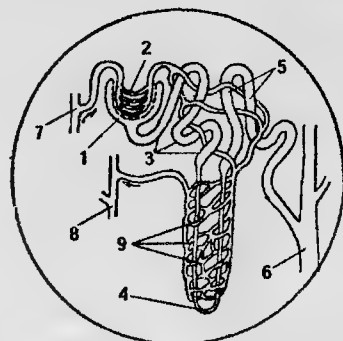


Рис. 9.14 б

1. Боуменова капсула
2. Клубочек капилляров
3. Проксимальный извитой каналец
4. Петля Генле
5. Дистальный извитой каналец
6. Собирательная трубка
7. Артерия
8. Вена
9. Капиллярная сеть

является нефрон. В нем различают несколько отделов (рис. 9.14 б):

- ♦ почечное мальпигиево тельце, состоящее из двухслойной капсулы Шумлянско-Боумена (боуменовой капсулы) и клубочка капилляров;
- ♦ проксимальный извитой каналец;
- ♦ петля Генле с восходящим и нисходящим коленом;
- ♦ дистальный извитой каналец.

Дистальные извитые каналцы открываются в собирательные трубки, последние, сливаясь, образуют более крупные протоки, из которых моча попадает в почечную лоханку и затем в мочеточник.

Кортиковое вещество представлено главным образом почечными тельцами, а мозговое — канальцевыми частями нефронов.

В нефронах осуществляются 3 основных процесса, в результате которых происходит образование мочи:

- ♦ фильтрация;
- ♦ реабсорбция;
- ♦ секреция.

Кровь по приносящей артериоле попадает в клубочек капилляров (см. рис. 9.14 б), окруженный боуменовой капсулой. Пространство между ее листками сообщается с просветом проксимального извитого канальца. Благодаря тому, что диаметр выносящей артериолы меньше, чем приносящей, в капиллярах клубочка создается избыточное давление, и вода, а также низкомолекулярные соединения из плазмы крови фильтруются в просвет боуменовой капсулы. Такие белки плазмы, как альбумины и глобулины, в норме кровяное русло не покидают.

Потеря больших количеств воды, а объем клубочкового фильтрата (или *первичной мочи*) достаточно велик (около 180 л), крайне невыгодна для организма. Кроме того, в жидкости, попадающей в почечные каналцы, содержится много веществ, которые еще могут быть использованы, — это глюкоза, аминокислоты, витамины, соли и др. Возврат в кровь воды и указанных соединений становится возможным в результате их обратного вса-

сывания (или реабсорбции) в канальцевой части нефрона. В различных ее отделах происходит всасывание различных веществ. Механизм их транспорта также различен. Он может происходить как пассивным путем (в направлении градиента концентрации) — в этом случае он не требует затрат энергии, так и активным (против градиента концентрации) — тогда необходимы энергетические траты.

Реабсорбированные вода и другие вещества возвращаются в кровоток, поступая в просвет капилляров, оплетающих почечные канальцы. Эти капилляры являются разветвлениями выносящей артериолы клубочка. Таким образом, кровь проходит через капиллярную сеть почки дважды.

Помимо обратного всасывания в канальцах нефрона происходит секреция в фильтрат ряда веществ (например, аммиака, некоторых органических кислот, ионов водорода).

Процессы реабсорбции продолжаются и в собирательных трубочках. В результате в почечную лоханку попадает *конечная моча*, состав и количество которой значительно отличается от состава и количества первичной. В течение суток у человека в среднем образуется около 1,5 л мочи. В ней содержатся мочевины, ионы Na^+ , Cl^- , K^+ , мочевая кислота и некоторые другие вещества.

Из почечных лоханок моча попадает в мочеточники и по ним стекает в мочевой пузырь, откуда периодически выводится наружу по мочеиспускательному каналу.

Ключевая роль в регуляции работы почек принадлежит гормональной системе. Информация о состоянии внутренней среды поступает в ЦНС — в гипоталамус. Здесь располагаются осморецепторы, реагирующие на изменение осмотического давления крови. Гипоталамус, тесно связанный с гипофизом, оказывает влияние на освобождение последним антидиуретического гормона (вазопрессина). Повышение уровня вазопрессина в крови приводит к резкому усилению обратного всасывания воды почками. Влияния парасимпатической и симпатической

нервной системы оказывают оптимизирующее действие на работу почек.

9.7. Кожа

Организм человека отделен от окружающей среды наружным покровом — кожей. Функции этого органа во многом связаны с поддержанием постоянства внутренней среды при изменении внешних условий.

Она состоит из *эпидермиса* и собственно кожи — *дермы*. Эпидермис представлен многослойным эпителием. Самый нижний его слой (мальпигиев) располагается на базальной мембране. Его клеточные элементы интенсивно делятся, откладывая снаружу зернистые клетки. Верхний (роговой) слой образован уплощенными клетками, которые постепенно ороговевают и отмирают. При этом постоянно происходит слущивание погибших клеток и замена их новыми. Процесс ороговения клеток связан с накоплением в них белка *кератина*.

Под эпидермисом располагается дерма, главным образом состоящая из клеток соединительной ткани, в которой находятся *волосные фолликулы*, *потовые* и *сальные железы*, кровеносные и лимфатические сосуды, мышечные волокна и клетки нервной ткани.

Волосы, как и ногти, — это производные рогового слоя эпидермиса и состоят из эпителиальных клеток, компонентом которых является кератин. Корневая часть волоса — *волосная луковица* — находится в волосной сумке и обеспечивает его рост. К волосным сумкам прикрепляются гладкомышечные волокна. При их сокращении наклон волоса по отношению к коже изменяется и он поднимается. У многих животных это является одним из механизмов терморегуляции.

В волосные сумки открываются протоки *сальных желез*. Их секрет, содержащий жироподобные вещества, распределяется по поверхности кожи и волос, образуя тонкий водонепроницаемый слой. Это препятствует как излишней потере воды организмом, так и ее проникно-

вению внутрь, а также служит защитой от попадания кожу частиц пыли и предотвращает развитие микроорганизмов.

Потовые железы выделяют пот через поры в коже, с которыми они соединены выводными протоками. Выделение пота способствует теплоотдаче и понижению температуры тела в результате испарения воды с его поверхности и является одним из путей выведения вредных для организма продуктов обмена веществ. В состав пота входят вода, соли, мочевины и некоторые другие соединения.

В дерме расположены лимфатические сосуды и кровеносные капилляры. Последние выполняют трофическую функцию, обеспечивая питательными веществами все элементы кожи, а также играют важную роль в процессах терморегуляции, изменяя количество протекающей через них крови.

Существование так называемых артерио-венозных анастомозов — сосудов, соединяющих артериолы с венами, позволяет регулировать количество крови, поступающей в капиллярную сеть и, следовательно, температуру кожи, с поверхности которой осуществляется теплообмен между организмом и окружающей средой. Чем обильнее периферические части тела снабжаются кровью, тем интенсивнее идет отдача тепла вовне, что предотвращает перегрев. И наоборот, при стратегии, направленной на сохранение тепла, кровь в капилляры кожи поступает в значительно меньших количествах.

Чувствительность кожи обусловлена наличием в ней специализированных рецепторных структур и свободных нервных окончаний, реагирующих на *болевые, температурные и механические раздражители*.

Элементы нервной ткани в дерме представлены также волокнами мотонейронов, иннервирующих мышцы волосяных фолликулов и железы кожи.

Под слоем дермы расположена подкожная жировая клетчатка, состоящая из жировых клеток. Они участву-

ют в процессах запасаания энергетических материалов и служат в качестве теплоизолирующей прокладки.

Функции кожи:

1. **Защитная.** В ее реализации участвует ороговевающий эпителий (главным образом это механическая защита), пигментные клетки, содержащие меланин, предохраняющий организм от воздействия избытка ультрафиолетового излучения, и сальные железы, о значении которых мы уже упоминали.
2. **Обеспечение температурной, болевой и осязательной чувствительности.**
3. **Выделение.**
4. **Терморегуляция.** Основную роль в этом процессе играют потовые железы и кровеносная система кожи. Интегративным центром терморегуляции организма является гипоталамус, координирующий работу всех систем, участвующих в реализации данной функции.

9.8. Эндокринная система

Эндокринная система осуществляет координацию и регуляцию деятельности органов и систем организма посредством выделения в кровяное русло ряда биологически активных веществ (гормонов) и транспорта их к местам назначения с током крови.

Гормоны вырабатываются эндокринными железами или же специализированными группами клеток различных органов. В отличие от экзокринных (желез внешней секреции), эндокринные железы не имеют выводных протоков и выделяют свои секреты непосредственно в циркулирующие жидкости организма.

По своему химическому составу гормоны достаточно разнородны. Это могут быть белки, пептиды, производные аминокислот, стероиды, жирные кислоты.

Переносясь с током крови, гормоны достигают более или менее отдаленных органов и оказывают на них специфические воздействия, как правило, не воспроиз-

водимые другими веществами. Орган, функциональная активность которого изменяется под действием того или иного гормона, называется «органом-мишенью» по отношению к последнему. Для осуществления биологического действия достаточно очень небольшого количества гормона (эффективная концентрация составляет порядка 10^{-11} — 10^{-6} моль/л). Таким образом, можно выделить следующие характерные особенности гормонов:

1. дистантность действия;
2. транспортировка циркулирующими жидкостями;
3. специфичность воздействия;
4. высокий уровень биологической активности.

Механизм действия гормонов различен. Он может быть основан на стимуляции или угнетении каталитической функции ферментов клеток органов-мишеней, изменении проницаемости клеточных мембран, воздействии на процессы биосинтеза путем регуляции активности различных генов.

Отличительной особенностью гормонов является то, что они оказывают действие лишь на сложные клеточные структуры (такие как: мембранные комплексы, ферментные системы).

Специфичность воздействия гормона на клетки органа-мишени обеспечивается существованием на мембранах последних рецепторов, способных узнавать определенные участки молекулы гормона и связываться с ними.

Гуморальная регуляция осуществляется значительно медленнее, чем нервная, но при этом ее эффекты более продолжительны. Следует отметить, что ответ на гуморальный сигнал обычно носит генерализованный характер, в то время как реакции при нервной регуляции четко локализованы. Для выполнения своих регуляторных функций гормональные вещества не должны накапливаться в организме. Поэтому важное значение имеет скорость их инактивации, которая может заключаться как в химических преобразованиях активных молекул,

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

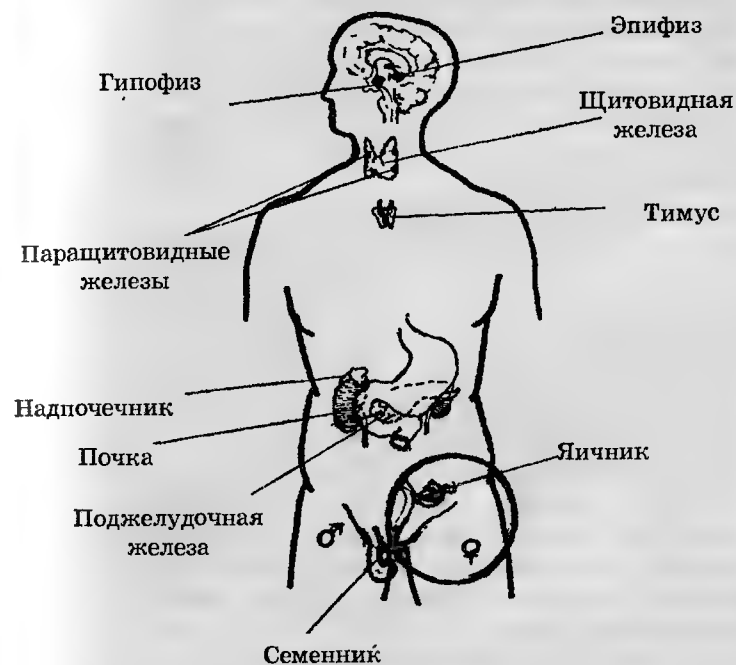


Рис. 9.16

так и в их деградации с последующим выведением из организма.

Эндокринная система представлена следующими органами (рис. 9.16).

9.8.1. Щитовидная железа

Щитовидная железа — непарное образование, состоящее из 2 долей, расположенное в средней области шеи под гортанью. Секретирует гормоны *тироксин* и *трийодтиронин*, играющие важную роль в регуляции основ-

ного обмена, а также таких процессов, как рост и развитие организма, дифференцировка тканей. Под их влиянием происходит активация синтеза белков, интенсивнее идут процессы всасывания углеводов в кишечнике. Падение концентрации этих гормонов в крови резко снижает уровень метаболизма. Следствием этого является увеличение жировых отложений. Кроме того, в щитовидной железе вырабатывается гормон, регулирующий обмен кальция и фосфора, — *кальцитонин*. В состав гормонов щитовидной железы входит йод, поэтому его нехватка в пище сказывается на выработке тироксина и трийодтиронина.

Недостаток секреции гормонов компенсируется за счет разрастания ткани железы. Это является причиной заболевания под названием «зоб». Пониженная активность щитовидной железы (гипотиреоз) у взрослых приводит к микседеме, симптомами которой являются уменьшение интенсивности обмена веществ, ЧСС, температуры, развитие отечных явлений в тканях, происходит снижение умственной активности. В детском возрасте гипofункция щитовидной железы вызывает нарушение нормального интеллектуального и физического развития. Недостаточное количество тиреоидных гормонов с момента рождения приводит к кретинизму.

Гиперфункция железы вызывает развитие базедовой болезни. При этом резко повышается интенсивность основного обмена, появляется чрезмерная потливость, резко возрастает потребление кислорода и теплопродукция, частота сердечных сокращений. Сама щитовидная железа увеличивается в размерах, развивается пучеглазие, больной сильно худеет, становится нервным и раздражительным.

9.8.2. Паращитовидные (околощитовидные) железы

Паращитовидные железы расположены на поверхности или в ткани щитовидной железы, по две с каждой стороны. Они вырабатывают *паратгормон*, участвующий, как и кальцитонин, в регуляции Са и Р в плазме крови,

и являющийся его антагонистом. При недостатке паратгормона содержание Са в крови понижается в результате более активного выведения его с мочой. Количество же фосфатов увеличивается. Снижение уровня Са в плазме вызывает повышение возбудимости ЦНС и приводит к появлению судорог. В случае избыточной секреции гормона изменения в содержании Са и Р имеют противоположную направленность. Паратгормон активирует функцию остеокластов — клеток, вызывающих деструкцию костей. Вследствие этого концентрация ионов кальция в крови возрастает. У больных с избыточной функцией паращитовидных желез развивается остеопороз (разрушение костной ткани).

9.8.3. Тимус (вилочковая, или зобная железа)

Помимо продукции Т-лимфоцитов, обеспечивающих клеточный иммунитет, этот орган вырабатывает гормоны *тимозины* и *тимопоэтины*, стимулирующие иммунные реакции организма и ростовые процессы.

9.8.4. Эпифиз (шишковидная железа)

Эпифиз располагается над третьим мозговым желудочком. Секретируемый этой железой гормон мелатонин регулирует пигментный обмен организма и оказывает угнетающее воздействие на работу половых желез. Поражение эпифиза у детей вызывает раннее половое созревание. Изменение светового режима влияет на функциональную активность шишковидной железы, так как на нее оказывают влияние структуры головного мозга, получающие информацию от фоторецепторов сетчатки. При повышении освещенности секреция мелатонина подавляется. Эпифиз участвует в организации биологических ритмов.

9.8.5. Надпочечники

Надпочечники — парный орган, прилегающий к вер-

хушкам почек. Состоит из коры и мозгового вещества, функционирующих как самостоятельные эндокринные железы.

Кора надпочечников секретирует 3 группы гормонов:

1. Минералокортикоиды, осуществляющие регуляцию минерального обмена. Главным образом это касается содержания ионов Na и K в организме. Наиболее активным из них является альдостерон.
2. Глюкокортикоиды, оказывающие влияние на обмен углеводов, белков и жиров. Они повышают уровень сахара в крови за счет синтеза глюкозы из аминокислот. Этот процесс сопровождается катаболизмом белков и экскрецией азотистых продуктов обмена веществ с мочой. Кроме того, глюкокортикоиды активируют процессы мобилизации жира из жировых депо и включение его в энергетический обмен. Гормоны этой группы оказывают противовоспалительное и антиаллергическое действие.
3. Половые гормоны (в основном андрогены). В зрелом возрасте эти гормоны надпочечников играют незначительную роль из-за активного функционирования половых желез. Однако на ранних этапах развития под их влиянием происходят процессы развития скелета, мышечной системы, дифференцировки наружных половых органов. В старости кора надпочечников вновь становится единственным местом образования половых гормонов.

Мозговое вещество надпочечников. В нем образуются адреналин и норадреналин, секреция которых вызывает формирование реакции готовности к борьбе или бегству. Это приводит к мобилизации ресурсов организма и повышению работоспособности в чрезвычайных условиях. Действие адреналина вызывает увеличение силы и частоты сердечных сокращений, повышение уровня глюкозы в крови, расширение зрачков, угнетение деятельности кишечника, сужение капилляров кожи и внутренних органов и расширение при этом кровеносных сосудов, снабжающих мозг, мышцы и сердце. Норадрена-

лин оказывает сходное воздействие на организм человека, тем не менее существует ряд различий.

9.8.6. Поджелудочная железа

Поджелудочная железа является железой смешанной секреции, расположена в брюшной полости слева, под желудком. Ее эндокринная часть представлена альфа- и бета-клетками островков Лангерганса, секретирующими соответственно глюкагон и инсулин. Глюкагон участвует в регуляции углеводного и жирового обмена, повышая уровень сахара в крови. Этот эффект достигается в результате усиления процессов расщепления гликогена в печени с образованием глюкозы и стимуляции ее синтеза из аминокислот. Инсулин, в противоположность глюкагону, снижает уровень глюкозы в крови благодаря увеличению проницаемости для глюкозы мембран клеток жировой ткани, миокарда и скелетных мышц и усиления ее внутриклеточного обмена; стимуляции образования гликогена из глюкозы в печени; снижению синтеза глюкозы из аминокислот.

Эффекты инсулина более значительны, чем действие, оказываемое глюкагоном, поэтому при повреждении поджелудочной железы в основном сказывается отсутствие инсулина. Недостаток этого гормона (вследствие снижения количества бета-клеток или их недостаточной секреторной активности) приводит к заболеванию, известному под названием «сахарный диабет». Возникает парадоксальная ситуация, когда, несмотря на избыток сахара в крови, он не усваивается тканями организма. Более того, глюкоза начинает выводиться из организма с мочой, так как ее уровень в крови становится выше максимального предела, при котором она еще может реабсорбироваться в почках. У взрослых болезнь часто сопровождается ожирением. Гипергликемия (повышенное содержание глюкозы в крови) может быть вызвана также нечувствительностью организма к инсулину вследствие недостатка рецепторов этого гормона в системах-мишенях.

9.8.7. Половые железы

Это парные органы, выполняющие функцию смешанной секреции (в качестве продуктов внешней секреции выступают половые клетки — сперматозоиды и яйцеклетки, внутренней — половые гормоны).

Семенники — мужские половые железы. В них образуются *андрогены* (мужские половые гормоны, наиболее активным из которых является *тестостерон*) и незначительное количество *эстрогенов* (женских половых гормонов).

Андрогены регулируют репродуктивные функции в организме мужчины. Под их влиянием происходит развитие половых органов и половое созревание, в организме развиваются вторичные половые признаки, формируется половое поведение. Большое влияние андрогены оказывают на обмен веществ.

Яичники — женские половые железы. Под влиянием выделяемых ими эстрогенов развиваются женские половые органы, формируются вторичные половые признаки, а также характерное телосложение с особенностями отложения жира у женщин. Прогестерон, секретруемый этими органами, играет важную роль в подготовке и поддержании беременности. Гормоны женских половых желез регулируют менструальный цикл. В яичниках вырабатывается также некоторое количество андрогенов.

9.8.8. Гипофиз

Гипофиз располагается в основании черепа, состоит из трех долей: передней, средней и задней. Отличительной особенностью этой железы является то, что органами-мишенями некоторых ее гормонов (так называемых «тропных» гормонов) являются другие эндокринные железы.

К продуктам передней доли гипофиза, большая часть из которых является тропными гормонами, относятся:

- ♦ аденокортикотропный гормон, стимулирующий секрецию глюкокортикоидов коры надпочечников;
- ♦ лютеинизирующий гормон, оказывающий влияние

на гонады, стимулируя выработку ими половых гормонов и созревание половых продуктов;

- ♦ фолликулстимулирующий гормон, который также является гонадотропом;
- ♦ тиреотропин, повышающий секрецию щитовидной железы;
- ♦ пролактин, вызывающий рост молочных желез и секрецию молока;
- ♦ соматотропный гормон (гормон роста), стимулирующий ростовые процессы в организме, особенно рост костей и синтез белка.

Средняя (или промежуточная) доля гипофиза продуцирует *меланоцитстимулирующий гормон*, который регулирует пигментный состав покровных тканей.

Задняя доля секретирует гормоны *окситоцин* и *вазопрессин* (или *антидиуретический гормон*), образующиеся в гипоталамусе и транспортируемые по аксонам в гипофиз. Органами-мишенями вазопрессина являются почечные каналы (в которых он усиливает процессы обратного всасывания воды) и артериолы (сокращение гладкомышечных волокон их стенок вызывает повышение артериального давления). Окситоцин стимулирует сокращение гладкой мускулатуры матки.

9.8.9. Почки и печень

Эти органы содержат клеточные элементы, которые также можно отнести к эндокринным железам. Под действием ренина, выделяемого почками, происходит превращение белка — предшественника ангиотензиногена в гормон ангиотензин, регулирующий тонус сосудов и секрецию альдостерона надпочечниками. В печени образуются гормоны соматомедины, участвующие в регуляции процессов роста, а в почке — эритропоэтин, стимулирующий эритропоэз (образование эритроцитов) в красном костном мозге.

9.8.10. Желудочно-кишечный тракт

В эндокринных клетках желудка образуется гаст-

рин, стимулирующий секрецию желудочного сока. Двенадцатиперстная кишка выделяет такие гормоны, как

- ♦ **секретин**, стимулирующий секрецию сока поджелудочной железы и угнетающий выделение желудочного сока;
- ♦ **холицистокинин**, вызывающий сокращение желчного пузыря и секрецию панкреатического сока.

Регуляция функций большинства эндокринных желез осуществляется по принципу обратной связи, благодаря влиянию на их клетки содержащихся в крови веществ, уровень которых контролируется гормонами соответствующей железы. Эти влияния могут быть прямыми и косвенными (с участием других желез внутренней секреции). Нервные волокна, иннервирующие железу, как правило, не оказывают непосредственного воздействия на ее секреторные клетки, а лишь изменяют уровень ее кровообращения (исключение составляют эпифиз и мозговое вещество надпочечников). Связующим звеном между ЦНС и эндокринной системой является **гипоталамус**. Он соединен с гипофизом локальной сетью кровеносных сосудов, по которым гормоны, секретруемые нейронами гипоталамуса, достигают гипофиза и оказывают влияние на выделение им тропных гормонов.

9.9. Половая система

Как и у других млекопитающих, половое размножение человека осуществляется благодаря процессу внутреннего оплодотворения, в результате которого происходит слияние мужской и женской половых клеток и образуется зигота (оплодотворенная яйцеклетка).

Половая система, обеспечивающая осуществление репродуктивной функции, представлена наружными и внутренними половыми органами. Формирование половой системы заканчивается обычно у юношей к 16—18 годам, у девушек — к 14—16 годам, однако сроки полового созревания могут варьировать в достаточно широких пределах.

9.9.1. Мужские половые органы

К внутренним половым органам мужчины относятся парные половые железы — **яички** (или **семенники**) с

САГИТТАЛЬНЫЙ РАЗРЕЗ ЧЕРЕЗ ОБЛАСТЬ ТАЗА МУЖЧИНЫ (СХЕМА)

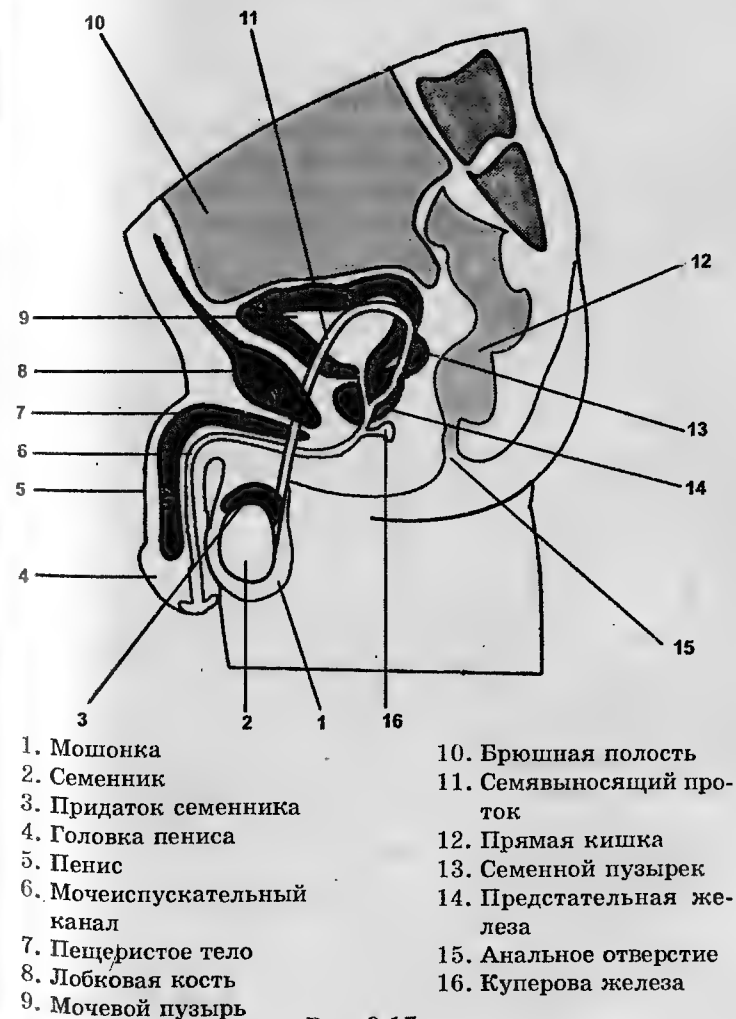


Рис. 9.17

придатками, отходящие от них семявыносящие протоки, семенные пузырьки, а также предстательная и бульбоуретральные (Куперовы) железы; а к наружным — половой член и мошонка (рис. 9.17).

В процессе сперматогенеза в половых железах образуются мужские гаметы — сперматозоиды. Мошонка, в которой располагаются яички, благодаря особенностям своего кровообращения выполняет роль термостатической камеры. Дело в том, что для нормального протекания процесса формирования спермиев требуется температура несколько ниже температуры тела. Образовавшиеся сперматозоиды поступают в семявыносящие протоки и далее в мочеиспускательный канал, через который они, смешавшись с секретами предстательной и Куперовых желез, в составе семенной жидкости выводятся наружу во время *эякуляции*.

Следует отметить, что образование сперматозоидов в семенниках начинается во время полового созревания и продолжается на протяжении всего периода половой активности.

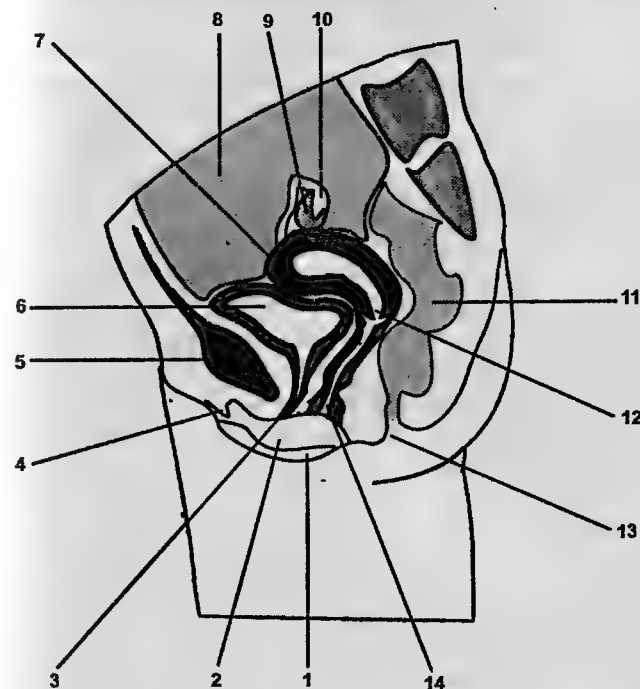
9.9.2. Женские половые органы

Внутренними половыми органами женщины являются: парные *яичники* (половые железы), фаллопиевы (или маточные) трубы — яйцеводы, матка и влагалище; наружными — большие и малые половые губы, клитор, преддверие влагалища (рис. 9.18).

В яичниках происходит формирование яйцеклеток, процесс образования которых, в отличие от сперматозоидов, начинается еще у зародыша. В яичниках новорожденной девочки содержится большое количество так называемых первичных фолликулов, в каждом из которых располагается ооцит первого порядка (будущая яйцеклетка). Часть из них погибает, и к моменту половой зрелости в половых железах женщины имеется 400—500 первичных фолликулов.

Формирование гамет имеет циклический характер и происходит с периодом в 28 дней. Повторяющиеся изменения, происходящие в женском организме, связан-

САГИТТАЛЬНЫЙ РАЗРЕЗ ЧЕРЕЗ ОБЛАСТЬ ТАЗА ЖЕНЩИНЫ (СХЕМА)



- | | |
|-----------------------------|------------------------|
| 1. Большие половые губы | 8. Брюшная полость |
| 2. Малые половые губы | 9. Яичник |
| 3. Мочеиспускательный канал | 10. Яйцевод |
| 4. Клитор | 11. Прямая кишка |
| 5. Лобковая кость | 12. Шейка матки |
| 6. Мочевой пузырь | 13. Анальное отверстие |
| 7. Матка | 14. Влагалище |

Рис. 9.18

ные с этим процессом, организованы в менструальный цикл. Созревание первичных фолликулов (образование *Граифовых пузырьков*) и формирование в них гамет завершается *овуляцией*. На этом этапе происходит разрыв

пузырька и яйцеклетка (а точнее, ооцит уже второго порядка) выходит в брюшную полость. Отсюда они попадают в фаллопиевы трубы, открывающиеся одним концом в матку, а другим в полость тела.

На месте Граафова пузырька в яичнике образуется так называемое *желтое тело*. Оно выполняет эндокринные функции, секретирруя прогестерон. Под влиянием этого гормона в матке происходят изменения, связанные с подготовкой к возможной беременности. Если оплодотворения не происходит, яйцеклетка разрушается. Желтое тело подвергается обратному развитию, и на его месте образуется рубец из соединительной ткани. Так как имплантации (см. ниже) оплодотворенной яйцеклетки в слизистую матки не произошло, через некоторое время происходит ее отторжение и выведение остатков вместе с кровью — *менструация*. В яичнике начинается подготовка к оплодотворению новой яйцеклетки, и цикл повторяется.

9.9.3. Беременность и роды

Беременность — процесс формирования из оплодотворенной яйцеклетки плода в организме матери, который заканчивается родами. Нормальная беременность у человека продолжается около 9 месяцев. Развивающийся зародыш к девятой неделе приобретает характерное для человека строение и с этого момента до рождения называется *плодом*.

Встреча гамет происходит обычно в верхней части фаллопиевой трубы, куда попадает яйцеклетка после овуляции. Оплодотворенная яйцеклетка начинает делиться, и из нее постепенно формируется зародыш. Его развитие происходит в матке, куда мигрирует дробящаяся зигота на начальных этапах эмбриогенеза.

Попав в матку, зародыш, представляющий собой на этой стадии комочек клеток, имплантируется (внедряется) в ее слизистую оболочку. Таким образом, дальнейшее его развитие происходит за счет материнского организма. Впоследствии из клеток зародыша, а также стенок матки формируется особый орган, обеспечивающий

связь 2 организмов, — *плацента*. Она выполняет *трофическую* функцию, снабжая зародыш питательными веществами и кислородом, а также *защитную*, разделяя организм матери и ребенка и предотвращая иммунологический конфликт. Кроме того, через плаценту осуществляется выведение из зародыша вредных веществ. Таким образом, этот орган является как бы транспортной магистралью, соединяющей 2 государства с контрольно-пропускными пунктами на границе.

Роды, в результате которых младенец появляется на свет, завершают период беременности. Принято делить их на три этапа или периода:

- ♦ раскрытие шейки матки — к этому приводят сокращения ее стенок;
- ♦ изгнание плода — оно осуществляется благодаря сокращению мышц матки и брюшного пресса и завершается рождением ребенка;
- ♦ отторжение плаценты.

9.10. Нервная система

Структурными элементами нервной системы являются нервные клетки — нейроны, а также клетки глии (см. главу, посвященную клетке). Основные функции нервной системы: *контроль деятельности всех органов и систем организма, интеграция* (объединение в единое целое) и осуществление *координации* их работы. Деятельность нервной системы можно рассматривать и как выполнение информационно-управляющих функций в организме. С этой точки зрения нервная система *получает* информацию, *хранит* и *перерабатывает*, а также играет решающую роль в ее *реализации*, что выражается в управлении деятельностью органов и их систем.

Принято разделять нервную систему на *центральную* (ЦНС) и *периферическую*. К центральной нервной системе относятся спинной и головной мозг, а к периферической — отходящие от них нервы и нервные узлы (или ганглии).

Функционально нервную систему делят на *сомати-*

ческую и вегетативную (автономную). Первая связана с координацией деятельности произвольной (поперечно-полосатой) мускулатуры, вторая регулирует активность внутренних органов, желез, иннервирует гладкую мускулатуру. Следует иметь в виду, что контроль деятельности эффекторов вегетативной нервной системы осуществляется со стороны вышележащих отделов центральной нервной системы.

Вегетативная нервная система состоит из 2 отделов — симпатической и парасимпатической нервной системы.

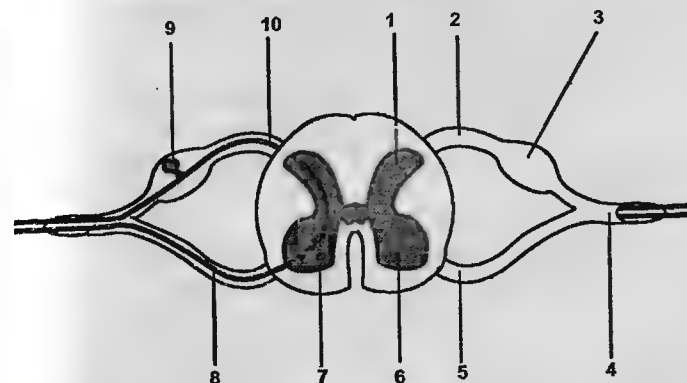
9.10.1. Спинной мозг

Спинной мозг представляет собой тяж нервной ткани, лежащий в позвоночном канале. Таким образом он со всех сторон защищен позвоночником. Верхняя часть спинного мозга на уровне первого шейного позвонка переходит в продолговатый мозг. Спинной мозг состоит из 31—33 сегментов, т. е. для него характерно *метамерное строение*.

На поперечном срезе можно увидеть, что по периферии спинного мозга располагается *белое вещество*, а в центре *серое*. Последнее по форме напоминает бабочку, в нем различают *передние* и *задние рога*. Серое вещество состоит из тел нейронов. В передних рогах расположены мотонейроны или двигательные нейроны (их еще называют эфферентными, или центробежными). Это клетки, направляющие свои аксоны к мышечным волокнам, т. е. посылающие сигнал на исполнительный орган. Задние рога содержат нервные клетки, на которых оканчиваются отростки чувствительных нейронов (афферентных, или центростремительных), приносящих информацию от различных частей тела. Тела самих афферентных нейронов располагаются в спинномозговых ганглиях. Белое вещество образовано волокнами нервных клеток.

От каждого сегмента отходят по две пары *корешков* — передних и задних. *Передние* несут отростки *мотонейронов*, а *задние* — отростки *чувствительных* нейронов. На выходе из спинного мозга корешки соединя-

СХЕМА СТРОЕНИЯ СПИННОГО МОЗГА



- | | |
|---------------------------|--------------------------------------|
| 1. Задний рог | 7. Синапс |
| 2. Задний корешок | 8. Отросток мотонейрона |
| 3. Спинномозговой ганглий | 9. Тело чувствительного нейрона |
| 4. Спинномозговой нерв | 10. Отросток чувствительного нейрона |
| 5. Передний корешок | |
| 6. Передний рог | |

Рис. 9.19

ются и образуют пару *спинномозговых нервов* (правый и левый) (рис. 9.19). На уровне спинного мозга замыкается ряд рефлексов, например коленный рефлекс.

В белом веществе спинного мозга располагаются длинные восходящие и нисходящие пути. Первые представляют собой аксоны нейронов спинного мозга, направляющиеся в головной мозг, а вторые — отростки нейронов головного, идущие в спинной. Таким образом, спинной мозг оказывается связанным с головным, который осуществляет контроль и координацию деятельности всех органов и систем.

9.10.2. Головной мозг

Как и у других позвоночных, мозг человека состоит из 5 отделов. В процессе эмбриогенеза он образуется из 3 мозговых пузырей — переднего, среднего и заднего.

Передний дает начало конечному и промежуточному мозгу, средний — среднему мозгу, а задний — заднему мозгу и мозжечку. На рисунке 9.20 изображен продольный разрез головного мозга.

ЗАДНИЙ МОЗГ состоит из *продолговатого мозга* и *варолиева моста*. Этот отдел является непосредственным продолжением спинного мозга и сохраняет черты сегментарного строения. От заднего мозга отходят 5—12-я пары черепно-мозговых нервов (их всего 12), иннервирующие мышцы шеи, лица, ротовой полости, гортани, глотки, трахеи, а также желудочно-кишечный тракт, сердце, сосуды, слюнные железы.

По афферентным волокнам (волокнам, передающим информацию от периферии к центру) в задний мозг поступают сигналы от чувствительных окончаний, расположенных в слизистой рта, носа, глотки, гортани, пищевода, а также ряда других внутренних органов. Кроме того, этот отдел мозга получает информацию от органа слуха и вестибулярного аппарата.

Рефлекторные реакции заднего мозга являются жизненно важными для организма. Назовем некоторые из них: рефлексы, связанные с поддержанием позы; пищевые двигательные рефлексы (жевание, глотание); конт-

ПРОДОЛЬНЫЙ РАЗРЕЗ ГОЛОВНОГО МОЗГА



Рис. 9.20

роль деятельности пищеварительных желез; регуляция работы сердца, защитные рефлексы (кашлевой).

Здесь находятся *дыхательный центр* (состоит из центров вдоха и центров выдоха), осуществляющий регуляцию дыхания, и *сосудодвигательный центр*, работа которого связана с изменением просвета сосудов.

СРЕДНИЙ МОЗГ. В этом отделе мозга находятся *подкорковые зрительные* и *слуховые центры*, в которых происходит переключение нервных путей от соответствующих анализаторов. Кроме того, средний мозг принимает участие в *регуляции движений* и *поддержании мышечного тонуса*. Нейроны среднего мозга ответственны за осуществление *ориентировочных*, *сторожевых* и *оборонительных* рефлексов в ответ на неожиданный световой или звуковой раздражитель. Заметим, что в онтогенетическом плане сетчатка представляет собой участок среднего мозга, вынесенный на периферию, так как формируется из выпячиваний среднего мозгового пузыря.

МОЗЖЕЧОК (или, как его еще называют, «малый мозг») состоит из двух полушарий и так называемого червя. Как и большие полушария мозга, мозжечок имеет кору, а его поверхность разделена бороздами на доли.

Эта структура играет исключительно важную роль в регуляции *двигательной активности*. Поступающая сюда информация о положении тела в пространстве и относительно расположении его частей подвергается тщательному анализу и на его основе осуществляется коррекция существующей программы двигательного акта. Мозжечок принимает участие в *поддержании позы*, регулируя тонус скелетной мускулатуры, а также в реализации *быстрых последовательных движений*.

Основными структурами **ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА** являются и *таламус* и *гипоталамус*.

Таламус является структурой, через которую информация от нижележащих отделов мозга поступает в кору. Он состоит из ядер, которые в функциональном отношении можно разделить на *специфические*, *неспецифические* и *ассоциативные*.

Специфические ядра выполняют функцию реле, пе-

реключая информацию, поступающую от рецепторов сенсорных систем (за исключением обонятельного анализатора), на нейроны соответствующих отделов коры, а также осуществляют первичный анализ поступающей информации, участвуя в определении физических параметров стимула.

Неспецифические ядра таламуса тесным образом связаны с нейронами ретикулярной формации (диффузно расположенные скопления нервных клеток в заднем и среднем мозге), которые оказывают активирующее влияние на вышележащие структуры. В отличие от специфических, неспецифические ядра имеют проекции во все области коры, участвуя в регуляции тонуса корковых нейронов.

На уровне ассоциативных ядер таламуса происходит межсенсорный синтез информации, поступающей от периферических рецепторов, и ее передача в ассоциативные области коры.

Гипоталамус является высшим вегетативным центром. Эта структура играет ключевую роль в поддержании гомеостаза. Термин «гомеостаз» был введен в 1929 г. американским ученым У. Кенноном и обозначает динамическое постоянство внутренней среды организма, поддерживаемое в условиях изменения окружающей среды. Наиболее существенным является поддержание в определенных пределах таких параметров, как температура тела, концентрация веществ в тканях, осмотическое давление и pH жидкостей организма, необходимые для соблюдения условий протекания обменных процессов. Наиболее жесткие границы гомеостаза имеют параметры, определяющие функциональную активность ферментов, что является обязательным условием осуществления реакций метаболизма в клетках и тканях. С гипоталамусом связано функционирование центральных механизмов терморегуляции. В его передней части локализуются центры, регулирующие теплоотдачу, а также термочувствительные нейроны, а в области заднего гипоталамуса, по-видимому, находятся центры, контролирующие процессы продукции и сохранения тепла.

Гипоталамус участвует в организации различных форм поведения, связанных с удовлетворением основных жизненных потребностей: утоление жажды, голода,

реализация полового инстинкта. Кроме того, гипоталамус имеет тесные связи с *гипофизом*, являясь связующим звеном между нервной и гуморальной системой регуляции.

КОНЕЧНЫЙ МОЗГ состоит из *базальных ганглиев коры больших полушарий и белого вещества*. Базальные ганглии представляют собой подкорковые ядерные образования. Они принимают участие в координации и регуляции двигательной активности. Кора больших полушарий подразделяется на *древнюю, старую и новую кору*. Последняя у человека занимает около 96% поверхности коры больших полушарий.

Структурам старой и древней коры принадлежит важная роль в процессах формирования эмоций, мотиваций и реализации соответствующих им форм поведения. Помимо этого, с функционированием ряда элементов старой и древней коры связаны процессы запоминания, а также воспроизведения информации.

Новая кора — наиболее молодой в филогенетическом плане участок мозга. Повышение уровня организации животных сопровождается увеличением поверхности коры за счет образования большого количества складок, или извилин.

Коре принадлежит исключительная роль в связи с осуществлением *психической деятельности*. Многие современные ученые придерживаются точки зрения, что «*сознание* возникает в результате совместных действий множества клеток мозга так же, как пищеварение есть результат совместных действий клеток пищеварительного тракта». Это замечание весьма точно передает суть подхода к проблемам изучения высшей нервной деятельности нейробиологами. В коре находятся высшие интегративные центры мозга, осуществляющие сознательную регуляцию деятельности организма.

Сенсорные зоны получают «сведения» от рецепторов той или иной модальности. Попавшая сюда информация передается в ассоциативные зоны коры, в которой происходят процессы синтеза и анализа полученных данных, их сопоставление с уже имеющимися. На основании этого составляется программа действий, пе-

ЗОНЫ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

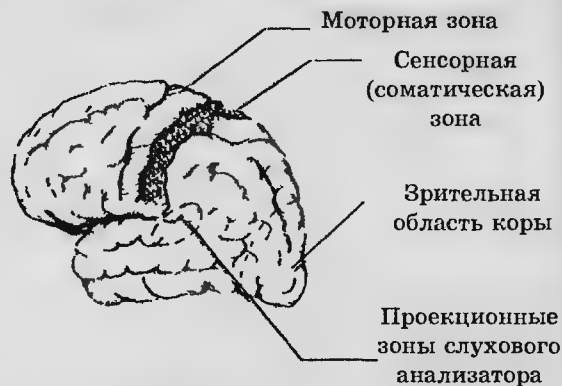


Рис. 9. 21

редающаяся на двигательные области коры, а также прогнозирование возможных вариантов развития ситуации. Двигательная, или моторная, кора посылает сигналы, направляющиеся к двигательным нейронам спинного мозга. Топография некоторых зон коры представлена на рисунке 9.21. Важно отметить, что ассоциативные отделы коры у человека занимают большую площадь, чем проекционные (сенсорные), и имеют более сложное строение.

Конечный мозг разделен на 2 полушария, которые связаны между собой так называемыми *комиссурами*. Наиболее заметной из них является мозолистое тело. Интересен тот факт, что в функциональном (а также и в анатомическом) отношении полушария не равнозначны. Левое — ответственно за речевые функции, оно вербализует информацию. В своей работе оно использует принцип разбиения на части. Это «аналитическое» полушарие. Правое же, наоборот, «синтетическое», для него характерно целостное восприятие. Это полушарие «мыслит» образами.

9.10.3. Сон

Организм человека, как и организм многих животных (таких, как, например, млекопитающие и птицы) нуждается в периодическом сне. Природа сна вызвала интерес ученых и врачей с глубокой древности. Так, Аристотель считал, что пары переваренной в желудке пищи разносятся по всему телу и приводят к развитию сна. Несмотря на то, что механизмы возникновения сна до сих пор во многом не ясны, последние десятилетия ознаменовались значительным прогрессом в этой области. Не так давно, в качестве отдельного направления медико-биологических исследований выделилась наука о сне — *сомнология*. Значительный прогресс в этой области был достигнут с появлением возможности регистрировать биологические потенциалы мозга при помощи электроэнцефалограммы (ЭЭГ).

Сон можно определить как периодически возникающее особое функциональное состояние организма, наиболее характерным внешним проявлением которого является неподвижность и общий покой. При этом наблюдается снижение частоты дыхания и сердечных сокращений, изменяется работа вегетативных органов и т.д. Кроме того, во сне регистрируется особый тип биоэлектрической активности головного мозга. Относительно механизмов развития и функциональной роли этого феномена существует масса гипотез, однако и по сей день среди ученых нет единого мнения по вопросам, связанным со сном. Тем не менее большинство исследователей выделяют следующие основные функции сна: *компенсаторно-восстановительная* — во время сна идет ряд метаболических преобразований, направленных на восстановление истраченных ресурсов организма и обеспечивающих трофические процессы в тканях; *информационная* — во время сна, по всей видимости, происходят переработка, анализ и сортировка полученной во время бодрствования информации; *адаптивная* — в эволюционном плане у животных сон обеспечивает безопасность, при сохранении неподвижности в укромных местах. Человеку нормальный сон также абсолютно необходим для

поддержания психологического комфорта и психического здоровья.

Несмотря на то, что внешне сон выглядит просто пассивным состоянием организма, он представляет собой очень сложный динамический процесс с ярко выраженной цикличностью. Исследования, проведенные в 50-х гг. XX столетия американскими учеными Азеринским и Клейтманом, послужили основой для выделения фазы «быстрого» (*парадоксального*) и фазы «медленного» сна. Наиболее ярким феноменом, характерным для парадоксальной фазы сна, являются быстрые движения глаз за закрытыми веками. Считается, что именно во время этой фазы человек переживает сновидения. В настоящее время на основе электрофизиологических показателей выделяют несколько циклично сменяющих друг друга стадий сна. Во время их чередования помимо характеристик ЭЭГ изменяются и другие параметры функционирования организма. На протяжении ночи стадии «медленного» сна регулярно сменяются эпизодами «быстрого» сна. Длительность таких циклов у взрослого человека составляет обычно около 90 мин. Примечательно, что продолжительность периодов парадоксального сна во время цикла нарастает от нескольких секунд в начале ночи до десятков минут к утру. Эксперименты по направленной депривации (лишению) той или иной фазы сна показали, что для полноценного отдыха человек нуждается в адекватном соотношении «быстрого» и «медленного» сна.

Структура и продолжительность сна меняется с возрастом. Новорожденные спят по 17—18 ч в сутки, а парадоксальный сон составляет около половины от общей продолжительности сна. В возрасте 4—6 лет потребность в сне сокращается до 10—12 ч в день, а доля парадоксальной фазы уменьшается до 20% общей его продолжительности. Это соотношение, как правило, сохраняется в зрелом возрасте. Необходимая же общая продолжительность сна у взрослых составляет обычно 7—8 ч. Хотя, отметим, что потребность в сне очень индивидуальна. Кроме того, структура сна меняется под воздействием

внешних факторов, например, при обучении, адаптации к новой обстановке и т.д.

Все возрастающий в последнее время темп жизни, переизбыток информации, постоянные стрессы стали причинами учащающихся расстройств сна. Наиболее часто встречающимся расстройством является *бессонница* — нарушение, связанное с трудностью засыпания, частыми пробуждениями или короткой продолжительностью сна. По статистике время от времени те или иные симптомы бессонницы возникают у каждого третьего и вызваны обычно внешними факторами или сильными психическими переживаниями. Причины более редкой формы — хронической бессонницы могут лежать более глубоко и быть связанными, например, с нарушением обменных процессов или с другими дисфункциями организма. Противоположного характера трудности испытывают больные *нарколепсией*. Эти люди часто испытывают сонливость и засыпают неожиданно среди дня. Эти эпизоды внезапного сна наступают помимо воли человека. Кроме того, для страдающих таким расстройством характерны приступы внезапной потери мышечного тонуса. Еще одно расстройство сна — *ночное апноэ*. Временная задержка дыхания, вызванная закрытием воздухоносных путей в результате расслабления мышц корня языка и горла и последующий резкий вдох, сопровождающийся кратковременным пробуждением и характерным всхрапыванием. Среди прочих нарушений, связанных со сном, можно также назвать *сомнамбулизм* и *ночной энурез*.

9.10.4. Рефлексы

Рефлекс — ответная реакция организма на тот или иной раздражитель (стимул), осуществляемая благодаря действию нервной системы. Реализация рефлексов обеспечивается нервными элементами, формирующими так называемую *рефлекторную дугу*. В состав рефлекторной дуги входят: рецептор, афферентная (центростремительная) часть, центральное звено (нервный центр), эфферентная (центробежная часть), исполнительный орган (мыш-

ца, железа). Наиболее простой вариант — двухнейронная рефлекторная дуга, осуществляющая, например, коленный рефлекс. Двухнейронные рефлекторные дуги носят также название *моносинаптических*, так как в центральной части содержат лишь один синапс. Более сложные — *полисинаптические* рефлекторные дуги состоят из большего числа нервных клеток, и, как правило, принимают участие в реализации более сложных рефлекторных актов. Существуют разные классификации рефлексов: по их биологическому значению (например, защитные, пищеварительные, половые, ориентировочные), по модальности раздражителя (например, зрительные, слуховые, обонятельные), по характеру ответной реакции в зависимости от эффекторного, или исполнительного, органа (двигательные, секреторные, сосудистые) и т.д.

Кроме того, все рефлексы можно разделить на 2 большие группы: *условные* и *безусловные*. Впервые такое деление ввел И.П.Павлов. Безусловные рефлексы являются наследственно закрепленными (врожденными), передающимися по наследству реакциями организма. К этим рефлексам относятся: дыхание, глотание, коленный и зрачковый рефлексы, половые рефлексы и многие другие. Наличие безусловных рефлексов обеспечивает развитие наиболее общих реакций, направленных на выживание организма. Безусловные рефлексы имеют видовой характер, т.е. свойственны всем особям вида. Многие безусловные рефлексы срабатывают без участия коры головного мозга и подкорковых структур. Безусловные рефлексы отличаются стойкостью проявления, но при этом они недостаточно лабильны, чтобы обеспечить адаптацию в условиях постоянно изменяющейся окружающей среды. Эту роль выполняют условные рефлексы, которые вырабатываются в течение жизни и составляют часть индивидуального жизненного опыта. Выработка условных рефлексов может иметь отношение ко всем видам деятельности организма. Примером формирования условнорефлекторной реакции может быть сочетание звукового раздражителя (например, звонка) с кормлением животного. В результате, после ряда повто-

рений этого сочетания, будет наблюдаться слюноотделение, возникающее при звуке звонка даже при отсутствии предъявления пищи. К основным условиям формирования экспериментальных условных рефлексов у животных относятся:

- ♦ повторное сочетание ранее индифферентного раздражителя (звукового, светового, тактильного и т.д.) с действием подкрепляющего безусловного (или хорошо выработанного условного) раздражителя;
- ♦ предшествование по времени индифферентного раздражителя по отношению к подкрепляющему стимулу;
- ♦ достаточная возбудимость безусловной реакции;
- ♦ отсутствие постороннего раздражения или другой деятельности во время выработки рефлекса.

Рефлексы, вырабатываемые на основе безусловных рефлексов, называются *условными рефлексами первого* порядка, а вырабатываемые на основе условных — *условными рефлексами высших порядков* (второго, третьего и т.д.).

Для обеспечения адекватного поведения требуется не только способность к образованию условных рефлексов, но и возможность устранять условнорефлекторные реакции, необходимость в которых отпала, что обеспечивается процессами торможения.

Торможение условных рефлексов может быть *внешним* и *внутренним*. Первое наблюдается, если в момент действия условного сигнала начинает действовать сильный посторонний раздражитель. При этом условная реакция тормозится.

Внутреннее торможение проявляется в постепенном *угасании* условного рефлекса. Однажды выработанная условнорефлекторная реакция с течением времени может пропасть, если она не будет подкрепляться действием безусловных рефлексов (т.е. если условия ее выработки не будут повторяться). Также огромное приспособительное значение имеет *дифференцировочное* торможение, позволяющее различать сходные по характеристикам стимулы (например, звуковой тон частотой 1000 и 1500 Гц). Наличие внешнего раздражения ухудшает про-

цесс дифференцирования условных раздражителей. Условный тормоз является особым видом дифференциального торможения. Он образуется, когда непосредственно перед хорошо закрепленным условным сигналом действует новый раздражитель, не подкрепляемый безусловным рефлексом. Например, если после выработанного у собаки слюноотделительного рефлекса на звук звонка непосредственно перед звонком давать световой сигнал и не производить подкрепления кормлением, комбинация «свет—звон» не будет вызывать активации работы слюнных желез. Световой сигнал в этом случае будет выступать в качестве условного тормоза, затормаживая реализацию слюноотделительного рефлекса в ответ на звуковой сигнал.

Таким образом, благодаря выработке и торможению условных рефлексов происходит более тонкая адаптация организма к окружающему его внешнему миру, позволяющая оптимизировать свое поведение в ответ на изменения внешней среды. Нужно заметить, что в отличие от безусловных рефлексов, важная роль в формировании условнорефлекторных связей принадлежит коре головного мозга.

Представление о том, что реакции живых организмов обусловлены внешними воздействиями, положенное в основу учения о рефлексах, было сформировано еще в XVII в. Рене Декартом. Декарт же впервые и употребил термин «рефлекс» (от лат. *reflexus* — отражение). В нашей стране учение о рефлексах было разработано в исследованиях Ивана Михайловича Сеченова, опубликовавшего в 1863 г. свой знаменитый труд «Рефлексы головного мозга». В нем он обосновал рефлекторную природу сознательной и бессознательной деятельности и показал, что в основе психических явлений лежат физиологические процессы. Тем самым была заложена основа учения о высшей нервной деятельности (ВНД). Дальнейшее развитие представлений о рефлексах было представлено в работах Ивана Петровича Павлова. В своих, ставших классическими, экспериментах он доказал существование условных рефлексов и описал законы их образования и угасания. И.П. Павлов убедительно показал, что

условнорефлекторная деятельность осуществляется при участии коры больших полушарий. Кроме того, Павлов значительно расширил наше понимание физиологических основ психических процессов. Он ввел понятие о второй сигнальной системе (речь), которой обладает только человек, создал учение о типах нервной деятельности. Рассматривая мышление как функцию головного мозга, И.П. Павлов сформулировал представления об аналитико-синтетической деятельности мозга, а также создал учение об анализаторах. Он впервые показал и возможность экспериментально вызвать неврозы и предложил способы их лечения.

9.10.5. Особенности высшей нервной деятельности человека

Особенности высшей нервной деятельности человека связаны в первую очередь с социальными факторами его существования. Коммуникационные навыки и наличие способности вербально передавать накопленные знания и опыт, переживания и ощущения, являются важными отличительными чертами человека по сравнению с остальным животным миром. Считается, что животные не способны оперировать абстрактными понятиями. Взаимоотношения организма со средой осуществляются на основе воспринимаемых органами чувств стимулов. В животном мире единственным каналом информации является *первая сигнальная система* — в качестве условных сигналов при этом выступают действия конкретных предметов или явлений внешнего или внутреннего мира. На основе первой сигнальной системы формируются условнорефлекторные реакции и предметное мышление. Для человека же характерно и наличие так называемой *второй сигнальной системы*, а именно *речи*. Существование словесного обозначения всех сигналов, поступающих из внешней или внутренней среды, как бы дублирует образ действительности, переводя его на уровень абстракции. Причем обобщаться могут не только раздражители первой, но и второй сигнальной системы. Отметим, что слово при этом может являться для чело-

века таким же физиологическим раздражителем, как и остальные предметы или явления окружающего мира. Использование речи позволяет людям передавать друг другу свой индивидуальный опыт, значительно увеличивая тем самым объем получаемой информации. Вторая сигнальная система дает нам возможность использовать *абстрактное* мышление, основу которого составляют понятия и умозаключения.

Основываясь на разном сочетании показателей, характеризующих процессы возбуждения и торможения (силе, уравновешенности и подвижности нервных процессов), И.П. Павлов выделил 4 типа ВНД (высшей нервной деятельности). Данное деление совпадает с классификацией темпераментов, предложенной Гиппократом более 2 тысяч лет назад. Таким образом, выделяют следующие типы ВНД:

- ◆ сильный, уравновешенный, подвижный (*сангвиник*);
- ◆ сильный, уравновешенный, инертный (*флегматик*);
- ◆ сильный, неуравновешенный, с преобладанием процессов возбуждения (*холерик*);
- ◆ слабый (*меланхолик*).

Проблемы высшей нервной деятельности изучает отдельная дисциплина, возникшая на стыке психологии и нейробиологии, — *когнитивная нейрофизиология*. До середины XIX в. проблемами психической деятельности занимались главным образом философы. В середине же XIX столетия в этой области стали активно развиваться экспериментальные направления исследований. Классический методический подход, благодаря которому было значительно расширено наше понимание физиологии головного мозга, основан на изучении физиологических последствий локальных перерезок и разрушений мозговых структур у животных, а также на наблюдении больных с травмами головного мозга. Накопленные таким образом данные позволили локализовать многие функции, соотнеся их с теми или иными отделами мозга.

Тем не менее, несмотря на значительный прогресс в изучении работы мозга, ученые до сих пор не раскрыли механизмы реализации высших психических функций.

Успехи в области исследования физиологии сенсорных систем по-прежнему не дают однозначного ответа на вопрос о формировании *ощущений* и *восприятия* мира. Восприятие включает в себя прием и индивидуальную, уникальную для каждого субъекта, переработку информации, в результате чего образуется внутреннее представление об окружающем мире. В процессе сознательного восприятия действительности человек, во-первых, осознает чувственно воспринимаемый мир, отделяя от него собственное «я»; во-вторых, сознательно контролирует ощущения. Формирование представлений о недоступных непосредственному ощущению и восприятию предметах, понятиях, идеях происходит в результате *мышления*. Мышление — сложный вид мозговой деятельности, благодаря которому человек способен решать возникающие перед ним жизненные задачи, анализировать прошедшие события, прогнозировать будущее. До сих пор среди ученых нет единого мнения по вопросу о взаимосвязи мышления и речи. Одни полагают, что мышление представляет собой по сути «беззвучную речь», в то время как другие считают, что мыслительные формы возникают независимо и лишь потом, при передаче во время общения облекаются в словесную форму (вербализуются). Обе эти позиции могут оказаться верными, если предположить, что существуют несколько разных форм или «способов», мышления (так, например, часто разделяют логическое и интуитивное мышление).

9.10.6. Вегетативная нервная система

Важно иметь в виду, что нервные клетки вегетативной нервной системы, которые собственно и осуществляют регуляцию деятельности желез и мускулатуры внутренних органов, вынесены на *периферию* и лежат за пределами ЦНС. Их тела располагаются в так называемых *ганглиях* вегетативной нервной системы. Волокна, соединяющие спинной мозг с вегетативными ганглиями, называются *преганглионарными волокнами*, а идущие от нейронов, расположенных в ганглиях, к иннервируемым органам — *постганглионарными волокнами*.

Большинство органов имеют как симпатическую, так и парасимпатическую иннервацию. Однако некоторые (например, сосуды кожи, органы чувств) получают сигналы только от симпатической нервной системы.

Симпатическая система оказывает активирующее воздействие на работу сердца, увеличивает частоту и глубину дыхания, вызывает интенсификацию обменных процессов, замедляя при этом моторику желудочно-кишечного тракта и угнетая деятельность пищеварительных желез, а также расширяет периферические кровеносные сосуды мышц (табл. 9.1). В целом организм переходит в состояние готовности к активным действиям — борьбе, бегству. Ганглии симпатической нервной системы располагаются на некотором отдалении от органов-мишеней. Часть из них лежит по бокам от позвоночника, образуя правый и левый симпатические стволы.

Таблица 9.1

Влияние симпатической и парасимпатической нервной системы на различные органы

	Парасимпатическая нервная система	Симпатическая нервная система
Зрачок	сужение	расширение
Слюнные железы	усиление секреции	снижение секреции
Потовые железы	уменьшение секреции	усиление секреции
Надпочечники	уменьшение секреции	усиление секреции
Интенсивность дыхания	уменьшение	увеличение
Бронхи	сужение	расширение
Сокращение сердечной мышцы	замедление	ускорение
Мочевой пузырь	сокращение	расслабление
Периферические кровеносные сосуды и сосуды головного мозга	сужение	расширение
Кровеносные сосуды внутренних органов	расширение	сужение
Желудочно-кишечный тракт	усиление моторики и секреции	ослабление моторики и секреции
Органы размножения	расслабление	возбуждение

Действие *парасимпатической нервной системы* в большинстве случаев оказывает противоположный эффект: снижается сила и частота сердечных сокращений, дыхание становится реже, кровь приливает к внутренним органам, активируется деятельность пищеварительной системы (табл. 9.1). Таким образом, действие этого отдела вегетативной нервной системы способствует протеканию восстановительных процессов в организме. Парасимпатические ганглии располагаются вблизи или внутри иннервируемых органов.

Существует ряд других отличий симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.

9.10.4. Анализаторы

Одним из основных свойств живых существ является способность воспринимать информацию об окружающем их мире и состоянии внутренней среды. При этом физические факторы, такие как давление, свет, звук, благодаря наличию специализированных образований преобразуются в нервные импульсы, которые и подвергаются дальнейшему анализу. В целом система специализированных органов, посредством которой осуществляется восприятие и переработка сигналов различной модальности (световых, звуковых, температурных и т.д.), поступающих из внешней и внутренней среды, носит название *сенсорной системы* или *анализатора*. Термин «анализатор» был предложен И.П. Павловым в начале XX в. «Анализаторы, — писал ученый, — это такие аппараты, которые разлагают внешний мир на элементы и затем трансформируют раздражение в ощущение». Анализаторы состоят из 3 отделов:

- ♦ периферической части — органа чувств, представляющего собой рецепторный аппарат, собственно воспринимающий и преобразующий в нервные импульсы поступающие сигналы;
- ♦ проводниковой части — нервные волокна, осуществляющие передачу информации от периферического отдела к центральному;

- ♦ центральный отдел — определенная область головного мозга, в которую проецируются сигналы от органов чувств.

Основную часть информации о внешнем мире человек получает от зрительной сенсорной системы. Ее периферический отдел, приспособленный для восприятия света, состоит из рецепторной части — расположенной на внутренней поверхности глаза многослойной сетчатки, и оптической системы глаза — устройства, предназначенного для фокусировки световых лучей (рис. 9.22.). Последнее представлено роговицей, передней

СХЕМА СТРОЕНИЯ ГЛАЗА ЧЕЛОВЕКА



Рис. 9.22.

камерой, заполненной жидкостью, радужной оболочкой с центральным отверстием — зрачком, хрусталиком, стекловидным телом. Снаружи глаз одет белочной оболочкой — склерой, которая в передней части соединяется с роговицей.

В состав сетчатки входят светочувствительные элементы двух типов — так называемые *палочки* (очень чувствительны к уровню освещения, но не к цвету) и *колбочки* (обладают меньшей абсолютной чувствительностью, но благодаря им мы можем различать цвета). Распределены палочки и колбочки в сетчатке неравномерно. Наибольшее количество колбочек находится на небольшом участке у заднего полюса глаза в углублении, называемом центральной ямкой. В этом месте острота зрения максимальна, и именно на этот участок сетчатки фокусируется изображение разглядываемого объекта. За пределами центральной ямки колбочки равномерно распределены среди палочек.

Место отхождения зрительного нерва не содержит ни палочек, ни колбочек, а следовательно, и не воспринимает световые стимулы, в связи с чем получило название — слепое пятно. Пара зрительных нервов состоит из волокон, связывающих сетчатку с вышележащими отделами головного мозга. Благодаря неполному перекресту волокон зрительных нервов в области хиазмы от каждого глаза информация попадает в оба полушария. Расположенные после хиазмы зрительные пути называются левым и правым зрительным трактом, они несут информацию к следующему уровню зрительной системы. Это главным образом таламические структуры, наиболее важными из которых являются *латеральное коленчатое тело* (здесь заканчивается до 80% зрительных путей) и *верхние бугры четверохолмия*. В верхние бугры четверохолмия поступают также звуковая информация и сведения о положении головы, таким образом, здесь происходит сопоставление информации о внешнем мире (первичная интеграция происходит уже на уровне среднего мозга). Аксоны нейронов латерального коленчатого тела направляются к расположенным в затылочной области клет-

кам *первичной зрительной коры (17-е поле)*. Проекция зрительной ямки занимает наибольшую часть представления в этом поле. В непосредственной близости от *первичной зрительной области коры* и связанные с ней многочисленными связями располагаются *18-е и 19-е поля*, или *вторичная зрительная кора*, выполняющие главным образом ассоциативные функции переработки зрительной информации и ответственные за распознавание зрительных образов.

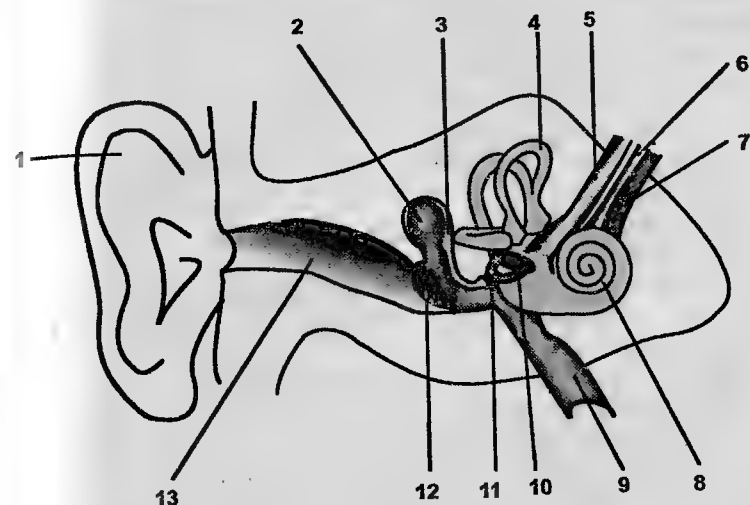
Несмотря на то, что изображения на сетчатках обоих глаз являются двумерными образами предметов, мы воспринимаем мир трехмерным и способны оценивать их относительную удаленность и взаимное расположение в пространстве. Это становится возможным благодаря наличию *бинокулярного стереоскопического зрения*. В результате того, что изображения рассматриваемых объектов на сетчатках обоих глаз несколько отличаются друг от друга, в мозг поступает информация о двух изображениях объекта. Их сопоставление и лежит в основе пространственного восприятия глубины.

Слуховая ориентировка в пространстве, распознавание тех или иных звуков, определение направления и оценка удаленности источника звука, интенсивности звукового раздражителя осуществляется благодаря деятельности слуховой сенсорной системы. Ухо человека в среднем способно воспринимать звуки в диапазоне частот от 16 до 20 000 Гц.

Периферический отдел слухового анализатора (рис. 9.23.) представлен:

- ♦ *наружным ухом* — ушная раковина и наружный слуховой проход;
- ♦ *средним ухом* — системой из трех косточек (молоточка, наковальни и стремечка), передающих колебания воздушной среды от барабанной перепонки к внутреннему уху;
- ♦ *внутренним ухом* (улиткой) — закрученным в виде спирали костным каналом, заполненным жидкостью и содержащим кортиев орган с волосковыми рецепторными клетками.

СТРОЕНИЕ СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА



- | | |
|-----------------------|------------------------------|
| 1. Ушная раковина | 8. Улитка |
| 2. Молоточек | 9. Евстахиева труба |
| 3. Наковальня | 10. Овальное окно |
| 4. Полукружные каналы | 11. Стремя |
| 5. Лицевой нерв | 12. Барабанная перепонка |
| 6. Вестибулярный нерв | 13. Наружный слуховой проход |
| 7. Слуховой нерв | |

Рис. 9.23

Как и зрительная, слуховая сенсорная система представляет собой сложное многоуровневое образование, имеющее однако большее количество звеньев. От кортиева органа полученная информация по слуховому нерву достигает продолговатого мозга. Здесь расположено несколько ядер, связанных с восприятием звуковых раздражителей. На уровне продолговатого мозга замыкается ряд безусловных моторных рефлексов в ответ на звуковые стимулы (например, движение глаз в ответ на звук). В среднем мозге происходит интеграция звуковой и зрительной информации. Кроме того, средний мозг играет важную роль в организации бинаурального слуха. Следующим уровнем является медиальное коленчатое

тое тело, входящее в состав таламуса, откуда информация поступает к первичной проекционной зоне слухового анализатора (41-е и 42-е поля коры головного мозга), расположенной в височной области. Важной особенностью звуковой сенсорной системы является то, что начиная с продолговатого мозга на каждом уровне происходит билатеральная иннервация структур ЦНС, вовлеченных в обработку звуковой информации, что очень важно для определения расположения источника сигнала в пространстве. Первый перекрест части афферентных волокон происходит при переходе от кохлеарных ядер продолговатого мозга к ядрам верхней оливы.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

анатомия, физиология, гигиена, ткань, орган, система органов, осевой скелет, добавочный скелет, диафиз, эпифиз, сустав, надкостница, мышечное волокно, мышцы-антагонисты, мышцы-синергисты, форменные элементы, эритроцит, лейкоцит, тромбоцит, гемостаз, иммунитет, антиген, антитело, агглютиноген, агглютинин, донор, реципиент, резус-фактор, сосуд, систола, диастола, пейсмейкер, пучок Гисса, регуляция, пульс, артерия, вена, капилляр, дыхательный цикл, дыхательный объем, жизненная емкость, остаточная емкость, общая емкость, остаточный объем, хеморецептор, механорецептор, перистальтика, химус, фермент, всасывание, дисбактериоз, витамин, антивитамин, провитамин, гиповитаминоз, авитаминоз, нефрон, фильтрация, реабсорбция, первичная моча, вторичная моча, орган-мишень, эндокринная железа, гормон, беременность, плод, овуляция, половое созревание, центральная нервная система, периферическая нервная система, симпатическая система, парасимпатическая система, рефлекс, рефлекторная дуга, нейрон, глия, центр регуляции, ганглий, анализатор, сенсорная система, условный рефлекс, безусловный рефлекс, сигнальная система, сон, возбуждение, торможение.

Дайте ответы на вопросы:

1. Какие существуют подходы к классификации мышц? К какому типу мышечной ткани относятся скелетные мышцы?
2. Расскажите о строении костной ткани. Типы костей.

Чем отличается строение скелета мужчины и женщины?

3. Расскажите о составе крови человека. В чем состоят отличия между форменными элементами крови?
4. Каково физиологическое значение свертывания крови? Опишите механизм свертывания крови.
5. Каковы физиологические основы иммунитета?
6. Расскажите о группах крови, системе переливания крови. Резус-фактор.
7. Какие типы кровеносных сосудов вы знаете?
8. Опишите строение сердца человека. Физиология сердца. Регуляция сердечной деятельности.
9. Опишите строение дыхательной системы, назовите основные органы дыхания.
10. Расскажите о работе дыхательных мышц. Назовите отличия брюшного и грудного дыхания. Механизмы регуляции дыхания, роль хемо- и механорецепторов.
11. Как осуществляется газообмен в легких и тканях?
12. Опишите строение пищеварительной системы и механизм передвижения пищи по желудочно-кишечному тракту.
13. Перечислите известные вам пищеварительные ферменты. Какую функцию они выполняют?
14. Опишите механизм всасывания. Какова функция ворсинок тонкой кишки? Куда поступают продукты всасывания?
15. Какова роль условно-рефлекторных реакций в процессе пищеварения?
16. Составьте вариант рациона, который бы позволил удовлетворить потребности организма в необходимых для него веществах.
17. В чем проявляется взаимосвязь энергетических и пластических процессов в организме?
18. Какие витамины вы знаете? В чем заключается их физиологическая роль?
19. Приведите пример регуляции функции эндокринных желез по принципу обратной связи.
20. В чем отличия нервной и гуморальной регуляции? В чем состоит уникальность тропных гормонов?
21. Перечислите внутренние половые органы мужчины и женщины. Какие дни менструального цикла наиболее благоприятны для возникновения беременности?
22. Опишите строение органов выделительной системы. В

чем заключаются отличия процессов, осуществляемых в клубочковой и канальцевой частях нефрона? Какова роль гипоталамуса в регуляции работы почек?

23. Каким образом осуществляется терморегуляторная функция кожи? Какую роль выполняют артерио-венозные анастомозы?

24. Опишите строение органов нервной системы. Какие нарушения возникают при повреждении мозжечка? Деятельность каких систем организма контролируется продолговатым мозгом?

25. Опишите строение основных анализаторов. Из каких отделов состоят сенсорные системы?

Раздел 3

Сообщества

Глава 10. От организма к биогеоценозу

10.1. Предмет экология

Экология — это раздел биологии, занимающийся изучением всего комплекса взаимоотношений отдельных организмов или их сообществ с окружающим миром, иными словами, средой обитания. Необходимо особо подчеркнуть, что речь идет именно о *взаимоотношениях*, т. е. рассматривается вся совокупность двусторонних связей организм — среда, популяция — среда или сообщество — среда. Взаимоотношения эти могут быть самыми различными, однако специфика «экологического» подхода заключается в том, что изучаются главным образом те их стороны, которые обеспечивают саму возможность существования — выживание, развитие и размножение.

Для экологии характерен так называемый *системный* подход, ибо организмы (или сообщества организмов) образуют со средой обитания единство, в пределах которого осуществляется преобразование (трансформация) вещества и энергии.

Под *системой* понимается совокупность элементов, находящихся в тесных отношениях друг с другом и формирующих целостное образование. Отдельные элементы, из которых состоит система, вместе с тем не определяют самой ее структуры, хотя и образуют ее. Структура же определяется способом взаимодействия элементов.

Перечислим некоторые основные принципы, на которых строится фундамент системного подхода:

- ♦ несводимость свойств отдельных составляющих к свойствам целой системы (свойство целостности);
- ♦ принципиальная возможность описывать систему, исходя из знания характера взаимоотношений ее элементов;
- ♦ каждый отдельный элемент можно охарактеризовать двояко: с одной стороны, его можно представить как отдельную систему, а с другой — как составляющий элемент другой целостности (системы), но более высокого уровня организации, т. е. как подсистему (свойство иерархичности соподчинения элементов);
- ♦ не существует абсолютно изолированных систем — каждая вступает в определенные взаимоотношения с окружающей средой (свойство открытости), хотя часто, в целях построения моделей, многие системы рассматривают как изолированные.

В главе 1 мы уже касались рассмотрения одного из ключевых понятий системного подхода — *уровня организации*, под которым понимают функциональное место биологической структуры определенной сложности в общей системе живой природы.

Предметом изучения экологии являются объекты организменного (уровня особей), популяционно-видового, биоценотического и, наконец, биосферного уровней организации.

В связи с этим различают *аутэкологию* — экологию особей, *демэкологию* — экологию популяций и *синэкологию* — экологию сообществ. Кроме того, приме-

ние основных экологических принципов и воззрений к конкретным группам организмов послужило основой для выделения более узких направлений экологических исследований: экология растений, экология микроорганизмов, экология животных, экология вирусов, экология грибов.

Собственно экологию не следует путать с охраной окружающей среды (или охраной природы). В последнее время все чаще термин «экология» связывают в основном с вопросом взаимоотношений «человек—окружающая среда». Вместе с тем это всего лишь часть тех проблем, с которыми имеет дело экология.

10.2. Методы экологических исследований

Существует огромное количество методов, применяемых при проведении экологических исследований. Их выбор зависит прежде всего от предмета исследований и характера поставленных задач. Несколько упрощая, можно назвать следующие методы:

- 1) наблюдение в полевых условиях (т. е. в природе);
- 2) наблюдение в искусственных условиях;
- 3) эксперимент;
- 4) моделирование.

Наблюдение в полевых условиях является основным методом, применяющимся в экологии, он позволяет исследователю, по возможности не вмешиваясь в естественный ход событий, судить об истинном характере изучаемого явления.

В том случае, когда наблюдение в природе по тем или иным причинам невозможно, используют *метод наблюдения в искусственных условиях*, при этом полученные данные не всегда отражают естественный ход событий (т. е. то, как бы это действительно происходило в природе). Например, изучая водные экосистемы, исследователь, для того чтобы получить интересующую его информацию, может проводить наблюдение в естествен-

ных водоемах. В то же время, при невозможности проведения подобных наблюдений в течение достаточно длительного времени, он переносит максимальное количество элементов экосистемы в аквариум и наблюдает за происходящим. Понятно, что воссоздать точную копию природного водоема в аквариуме просто невозможно, поэтому полученные данные будут не полностью соответствовать действительности.

Если наблюдение есть всегда пассивная форма получения информации (при минимальном вмешательстве наблюдателя), то экспериментальные методы предполагают активное воздействие экспериментатора на объект.

Эксперименты по их особенностям и месту проведения обычно делят на:

- ♦ полевые;
- ♦ лабораторные.

По степени контролируемости различают эксперименты:

- ♦ контролируемые;
- ♦ неконтролируемые.

Практически все лабораторные эксперименты являются контролируемыми и, наоборот, полевые — неконтролируемыми, так как в природных условиях трудно учесть действие всех возможных факторов среды и всю сложную систему взаимоотношений, тогда как в лаборатории изучаемый процесс полностью находится под контролем и осуществляется в заданном режиме.

В экологии особое место уделяется моделированию. Моделирование — это особый метод изучения, позволяющий создать представление о некоторых относительно сложных явлениях и процессах на основе рассмотрения всегда несколько упрощенных аналогов (моделей).

Модель — это лишь подобие (образ) оригинала, созданное при моделирующем отображении.

Вместе с тем не все черты организации оригинала полностью отражаются моделью. Обычно различают реальные (натурные, аналоговые) и идеальные (знаковые) модели. Знаковые в свою очередь делятся на концепту-

альные и математические. Математические модели могут быть аналитическими и численными (имитационными).

Реальные модели отражают основные особенности организации оригинала в силу своей физической реализации. Идеальные модели представляют оригинал при помощи особой системы символов или знаков, а также операций над этими символами.

Чаще всего среди идеальных моделей распространены математические, действующие на основе языка математики. В качестве элементарного примера математических моделей можно привести модель Лотки—Вольтерры, отражающую динамику популяций хищника и жертвы. Эта очень упрощенная модель основана на применении дифференциальных уравнений.

Принимаются следующие условия:

- 1) жертвы не гибнут естественной смертью;
- 2) хищники питаются только данным видом жертвы;
- 3) хищники погибают естественным образом от голода, если не поймают жертву.

Пусть x — численность популяции жертвы, а y — численность популяции хищника. Тогда

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x, \text{ где } t — \text{ время, } r — \text{ коэффициент размножения,}$$

означает, что в отсутствие хищников численность жертв возрастает экспоненциально. Однако жертва уничтожается хищниками, причем количество съеденных зависит от того, с какой эффективностью хищник находит и ловит жертву. Коэффициент a' отражает эффективность поиска или частоту нападений.

Таким образом, скорость поедания жертвы равна $a' \cdot y \cdot x$, и тогда для жертвы выражение примет вид:

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x - a' \cdot y \cdot x.$$

Вместе с тем в отсутствие встреч с жертвой хищники гибнут от голода и тогда численность их популяции уменьшается экспоненциально:

$$\frac{dy}{dt} = -q \cdot y, \text{ где } q — \text{коэффициент смертности.}$$

Но гибель одних особей компенсируется рождением других, а скорость рождения определяется скоростью поедания жертвы $a' \cdot y \cdot x$ и эффективностью перехода пищи в потомство — коэффициент f . Тогда изменение численности хищника может быть выражено:

$$\frac{dy}{dt} = f \cdot a' \cdot y \cdot x - q \cdot y$$

Выражения:

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x - a' \cdot y \cdot x,$$

$$\frac{dy}{dt} = f \cdot a \cdot y \cdot x - q \cdot y$$

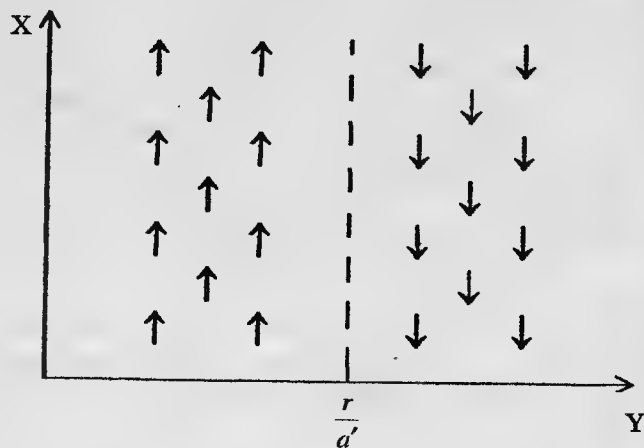
представляют собой модель Лотки—Вольтерры.

Построив изоклины, т. е. линии, соответствующие постоянной численности популяции, можно определить взаимоотношение популяций хищника и жертвы.

Для жертвы при $dx/dt = 0$

$$r \cdot x = a' \cdot y \cdot x \text{ или } y = \frac{r}{a'}.$$

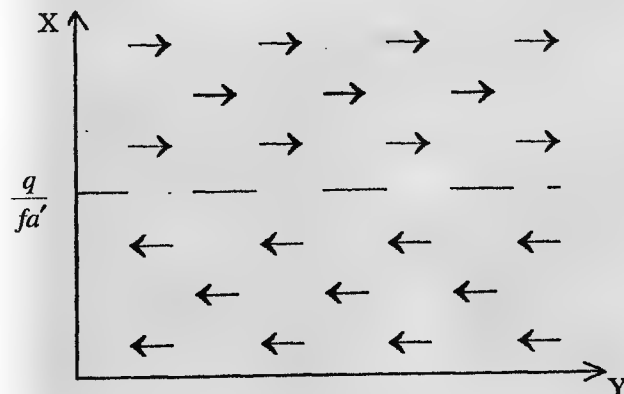
Поскольку $r = \text{const}$ и $a' = \text{const}$, изоклиной будет являться линия, для которой y — величина постоянная.



Для хищника при $dy/dt = 0$

$$f \cdot a \cdot y \cdot x = q \cdot y \text{ или } x = \frac{q}{fa'}.$$

Изоклиной является линия, для которой x — величина постоянная.

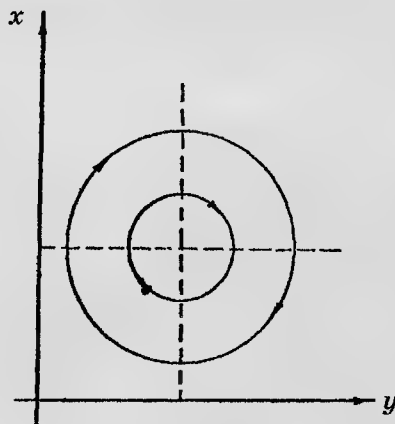


Поместив две изоклины на одном графике, получим картину взаимодействия популяций. Численность таких популяций претерпевает неограниченные сопряженные колебания: при увеличении числа жертв увеличивается и число хищников, затем вследствие этого отмечается уменьшение числа жертв (в результате их истребления хищниками), а значит и уменьшение числа хищников (в результате гибели от голода), и т. д. (рис. 10.1).

Таким образом, как мы видим, это очень упрощенная модель, не отражающая в полной мере всего комплекса взаимоотношений хищник — жертва, а также животные — окружающая среда. Но вместе с тем, эта модель позволяет нам хотя бы в общих чертах представить динамику популяций хищника и жертвы.

МОДЕЛЬ ЛОТКИ—ВОЛЬТЕРРЫ: ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ХИЩНИКА И ЖЕРТВЫ

А



Б

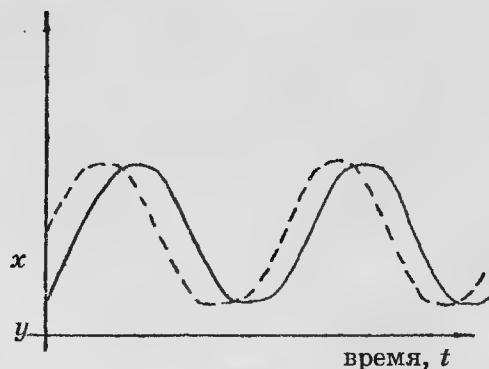
численность, N 

Рис. 10.1

10.3. Основные экологические понятия и термины

В экологии, как и в любой другой науке, при описании изучаемых процессов и явлений используются специальные термины. При употреблении тех или иных терминов следует соблюдать предельную осторожность и не путать их.

Обычно, когда необходимо указать на окружающую те или иные организмы среду, используют понятие «среда обитания». Таким образом, *среда обитания* — это часть окружающей организм (или организмы) природы, которая оказывает на него (них) определенное воздействие. Поскольку организмы населяют самые разнообразные стихии, различают водную, наземно-воздушную, почвенную и организменную (для паразитов) среды обитания.

Как было сказано выше, среда обитания не просто «окружает» организмы, но оказывает на них определенное воздействие. Элементы среды, которые воздействуют на организмы, называются *экологическими факторами*. Среди последних обычно выделяют четыре группы:

- 1) биотические;
- 2) абиотические;
- 3) почвенные;
- 4) антропогенные.

Биотические факторы — это разнообразные типы взаимоотношений живых организмов между собой; при этом такие взаимоотношения могут быть как *внутривидовыми*, так и *межвидовыми*.

Весь комплекс взаимоотношений организмов и окружающего их неорганического мира определяется во многом действием *абиотических факторов*, которые могут быть:

- ◆ климатическими;
- ◆ орографическими (факторы рельефа);
- ◆ геологическими.

Отдельное место занимают *почвенные* (эдафические)

факторы, что объясняется особым представлением о почве как о «биососном теле» (по В. И. Вернадскому).

Что касается *антропогенных факторов*, то это комплекс взаимоотношений человека и окружающего его мира. При этом учитывается не только непосредственное воздействие самого человека (как организма) на окружающую природу, но также и опосредованное — в результате его хозяйственной деятельности.

Как правило, в природе экологические факторы действуют *совместно*, т. е. комплексно. Комплекс факторов, под действием которых происходит нормальное развитие, размножение, а также осуществляются все основные жизненные процессы организмов, называются *условиями жизни*.

Это понятие не следует путать с *условиями существования*. В последнем случае подразумеваются условия, при которых осуществляются все основные жизненные процессы, но размножения не происходит.

Вся совокупность тел живых существ носит название *живое вещество*. Если же живое вещество выразить в единицах массы, то в этом случае говорят о *биомассе*. Биомасса — это совокупная масса всех живых организмов, обитающих на исследуемой площади или в исследуемом объеме. Следует иметь в виду, что живое вещество на нашей планете не образует сплошного равномерного слоя (равномерно утолщенной «пленки жизни»), а определенным образом группируется.

Группировки формируются в самых разнообразных условиях, и их особенность как раз и будет определяться характером действующих в данном регионе экологических факторов.

Такие группировки живых организмов называют *сообществами* или *биоценозами*. Биоценоз — это, как правило, многокомпонентная система, объединяющая ряд составляющих элементов — растений, грибов, микроорганизмов и животных.

Растительный компонент биоценоза обычно именуют *фитоценозом*, животный — *зооценозом*, микроби-

альный — *микробоценозом*, а грибной — *микоценозом*. Особым типом биоценоза является агробиоценоз — искусственно созданное человеком сообщество растений, животных, микроорганизмов и грибов, предназначенное для получения сельскохозяйственной продукции. Основными доминантами агробиоценоза являются культивируемые растения, при этом чаще растительный покров образован одним видом и одним сортом культурных растений (*принцип монокультуры*). Кроме того, в состав растительного компонента (фитоценоза) входят также виды полевых (сегетальных) сорняков — в основном однолетних трав. Вся совокупность растений в отдельном агробиоценозе составляет агрофитоценоз, а совокупность агрофитоценозов — агрорастительность той или иной территории и планеты в целом. Животный компонент агробиоценоза обеднен и представлен в основном насекомыми-вредителями, с которыми ведут борьбу. Основными отличиями агробиоценоза от естественных биоценозов являются: 1) неустойчивость, слабая экологическая пластичность; 2) отсутствие способности к самовосстановлению и саморегуляции; 3) высокий уровень продуктивности фитомассы с единицы площади; 4) стабильность агробиоценоза поддерживается посредством агротехнических мероприятий (внесением удобрений, севооборотом, орошением, обработкой земель, борьбой с сорняками и вредителями и др.); 5) существование агробиоценоза возможно только при непосредственном участии человека, т. е. это не самодостаточная система; 6) основную роль играет искусственный отбор. Важнейшими мероприятиями по поддержанию стабильности агробиоценоза являются агротехнические мероприятия — вся совокупность приемов возделывания культурных растений от подготовки семян и посева (или посадки) до сбора урожая и последующей обработки земли.

Исторически сложившуюся совокупность видов или других систематических групп (родов, семейств и т. д.) организмов, обитающих на данной территории, называ-

ют в случае растений и микроорганизмов — *флорой*, в случае животных — *фауной*, а в случае грибов — *микобиотой*.

При проведении экологических исследований составляется список видов, обычно разделяемый на флористические или фаунистические элементы, выделяемые на основе сходства происхождения и расселения организмов.

Названные выше понятия не следует путать с понятиями *растительность* (*растительный покров*) и *животное население*, выделяемых на основе принадлежности организмов не к какой-либо систематической, а к биологической группе.

Биологическая группа — это совокупность организмов, сходных по определенным биологическим признакам (морфологическому строению, образу жизни и др.). При этом не обращается внимание на степень филогенетического родства.

В случае использования понятий «растительный покров» и «животное население», растительный и животный мир данного района рассматривается не как набор систематических групп (как в случае «флоры» и «фауны»), а как совокупность определенным образом исторически сложившихся и экологически обусловленных сообществ, т. е. фито- и зооценозов.

Поскольку индикатором любого биоценоза (наземного) выступает растительный покров, то на его основе разработана система классификации биоценозов. Наименьшей единицей в этой классификации является *биоценотическая ассоциация* — группа биоценозов, объединяемых на основе сходства видового состава и доминирующих видов растений.

Следующей категорией является *биоценотическая формация*, которая выделяется на основе сходства *эдификатора*, т. е. вида, общего для всех ассоциаций, преобладающего и в наибольшей степени определяющего характер сообществ.

Формации объединяются в *группы биоценотических*

формаций, последние, в свою очередь, — в *классы биоценотических формаций*.

Классы биоценотических формаций образуют общий зональный тип биоценозов или *биом*. Различают ряд биомов: тундры, северные хвойные леса (тайга), листопадные широколиственные леса умеренной зоны, степи умеренной зоны, тропические степи и саванны, жестколистные леса средиземноморского типа, пустыни, сезонные тропические леса, дождевые тропические леса, тропическое колючее редколесье (по Ю. Одуму).

При этом, помимо названных основных биомов, различают переходные типы — *эктоны* (например, лесотундра, смешанные леса умеренной зоны, лесостепь, полупустыни и др.).

Выделение основных биомов основано на принципе *зональности*, т. е. изменения характера биоценозов в связи с климатом, меняющимся из-за изменения угла падения солнечных лучей на поверхность планеты, а также в силу меридиональных климатических особенностей территории, обусловленных удалением от океана, количеством осадков и др.

Зональность следует отличать от *поясности*, т. е. изменения характера биоценозов в связи с повышением высоты над уровнем моря в горах.

Условия жизни (см. выше) в биоценозе называют *местообитанием*. Местообитание — это не только территория, занимаемая сообществом, но еще и комплекс присущих ей экологических факторов.

Термин *биотоп* не следует путать с *эктопом*, т. е. комплексом экологических абиотических факторов, действующих на данной территории. Однако иногда эти понятия считают синонимами.

Особи одного вида организмов, обитающих на определенной территории, называются *популяцией*. Популяция — это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, населяющая определенное пространство, объединенная общностью генофонда и образующая самостоятельную генетическую систему,

а также формирующая собственную экологическую нишу.

Экологическая ниша — это совокупность характеристик, показывающая положение популяций в экосистеме. Она не может быть «занятой» или «незанятой», она возникает вместе с популяцией и исчезает с ней. Экологическая ниша — это не пространственная, а функциональная категория.

Пространство (или территория), на котором популяция или вид в целом встречается в течение всей своей жизнедеятельности, называется *ареалом* или *областью распространения*. В принципе, понятие ареал применимо не только к отдельным видам, но также и к другим систематическим категориям (родам, семействам и т. д.).

Изучением характера распределения организмов в пределах ареала занимается топография, а пространственное положение особей называется *топографическим положением*. Основное требование, предъявляемое при выделении ареала, — это обозначение его границ географическими точками. Ареал может быть *сплошным*, когда в его пределах особи занимают все доступные для них места обитания. *Разорванный*, или *дизъюнктивный*, ареал образуется в том случае, когда между его частями возникают различные преграды (водные, климатические, эдафические, орографические и др.), пространства, не заселенные представителями данного вида.

Выделяют *центры ареалов*:

1. геометрический центр;
2. центр возникновения вида в пределах ареала;
3. центр обилия — часть ареала, на которой сосредоточено наибольшее количество особей.

В зависимости от величины ареала и характера распространения различают виды:

- ♦ космополиты;
- ♦ убиквисты;
- ♦ эндемики;
- ♦ викарные;
- ♦ реликтовые

Космополитные виды — представители этих видов встречаются на всех материках. На самом деле таких видов очень мало, большинство же являются *полукозмополитами*.

Убиквисты — виды, имеющие крайне широкий ареал распространения, способные существовать в несходных местообитаниях.

Эндемичные виды — виды, для которых характерны очень небольшие ограниченные ареалы.

Реликтовые виды — виды, некогда имевшие более широкое распространение, а теперь встречающиеся на ограниченной территории. Для них характерны так называемые остаточные, всегда узкие ареалы.

Викарные виды — виды, обитающие на одной географической территории, но в разных экологических условиях, т. е. на топографически различных участках.

Для животных также различают *трофический* и *репродуктивный* ареалы, между которыми существует связь в виде *путей пролета* (например, для птиц) и *путей миграции* (например, для некоторых млекопитающих и рыб).

Помимо понятия биоценоз, в экологии большое значение уделяется таким понятиям, как *экосистема* и *биогеоценоз*. Под *экосистемой* понимают единую систему живых организмов и окружающих их неорганических тел, связанных между собой потоком энергии и круговоротом веществ. Следует иметь в виду, что передача энергии осуществляется односторонне от автотрофов к гетеротрофам. От понятия экосистема следует отличать близкое понятие — *биогеоценоз*. *Биогеоценоз* — это экосистема в границах фитоценоза. Необходимо помнить, что каждый биогеоценоз — это экосистема, но не каждая экосистема — биогеоценоз.

Единая экосистема нашей планеты называется *биосферой*. Биосфера — это экосистема высшего порядка, своеобразная оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой в основных чертах обусловлены прошлой и настоящей деятельностью живых организмов. Это са-

мая крупная из известных нам биологических систем вообще.

В этой главе были рассмотрены основные, но далеко не все принятые в экологии понятия и термины.

10.4. Факториальная экология

10.4.1. Закономерности воздействия экологических факторов на организм

Факторы среды, воздействующие на организмы, обуславливают и определяют флористический и фаунистический состав биоценозов, их структуру, а также сукцессионные изменения характера биоценозов (см. ниже).

Различают по степени влияния на организмы *ведущие*, или *лимитирующие экологические факторы*, которые большей частью определяют характер сообщества (в случае избытка или недостатка действия таких факторов могут произойти значительные изменения), а также *второстепенные экологические факторы*, влияние которых на сообщество незначительно.

Помимо этого, факторы могут быть *прямодействующими*, т. е. непосредственно влияющими на биоценоз, и *косвеннодействующими*, влияние которых не является непосредственным. Например, свет, температура, наличие или отсутствие воды — это прямодействующие факторы, а рельеф, ветер и др. — косвеннодействующие.

Как уже говорилось, в зависимости от природы оказываемого воздействия различают абиотические, почвенные, биотические и антропогенные факторы.

Факторы среды имеют количественное выражение. Зависимость количества того или иного фактора и определенной реакции организма (например, интенсивность жизнедеятельности) можно представить в виде графика (рис. 10.2).

Свойство живых организмов переносить количественные колебания действия фактора среды в том или

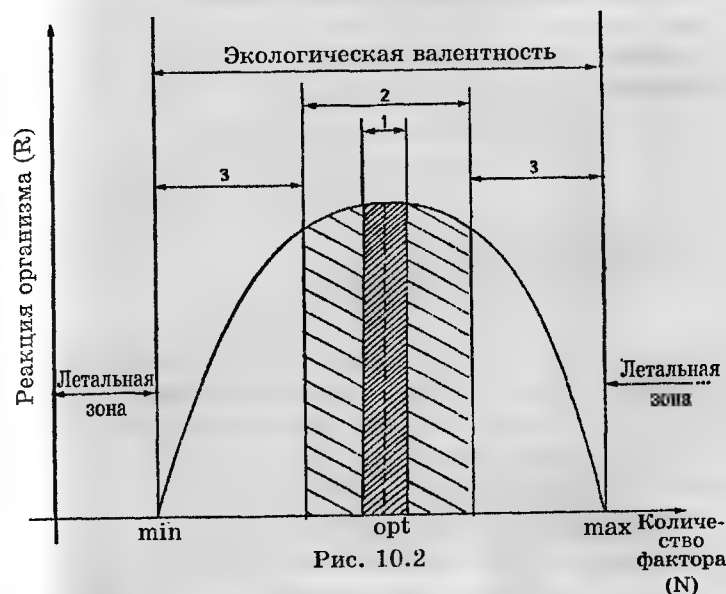


Рис. 10.2

ином пределе называется *экологической валентностью* или *экологической толерантностью*.

Количество экологического фактора в пределах зоны экологической валентности определяется в основном тремя значениями, представленными *тремя кардинальными точками* — минимума (min), оптимума (opt) и максимума (max). Точке *оптимума* соответствует то количество экологического фактора, при котором интенсивность жизнедеятельности организмов достигает максимально возможных значений. Точке *минимума* соответствует то количество фактора, которого еще недостаточно для того, чтобы организм мог существовать в данных условиях. По мере увеличения значений количества фактора интенсивность жизнедеятельности увеличивается до определенного уровня и снова уменьшается. Точке максимума соответствует максимальное количество фактора, при котором интенсивность жизнедеятельности равна нулю.

Перед точкой минимума и после точки максимума располагаются «мертвые», так называемые *летальные зоны*, т. е. зоны, которым соответствует количество фактора, несовместимое с жизнью.

Зона, непосредственно прилегающая к точке оптимума (на рис. 10.2 это зона "1"), называется *зоной оптимума* или *зоной комфорта*. В этой зоне организм максимально адаптирован к действию экологического фактора и количества последнего соответствуют экологическим потребностям организма.

Зона, прилегающая к зоне оптимума, называется *зоной нормы* (зона "2" на рисунке). Ей соответствует такое количество экологического фактора, при котором все жизненно важные процессы протекают нормально, однако для поддержания их на этом уровне необходимы дополнительные энергетические затраты.

Зона пессимума (зона "3" на рисунке) — это зона угнетения, ей соответствует такое количество фактора, при котором возникают те или иные отклонения от нормы, и поэтому нормальный ход процессов жизнедеятельности затруднен.

В зависимости от величины зоны экологической валентности (толерантности) различают *эвритопные* и *стенохитические* виды. Понятно, что чем шире зона толерантности, тем большей экологической пластичностью будут обладать виды. Причем большая пластичность с генетической точки зрения обусловлена широкой нормой фенотипической реакции и генетической гетерогенностью. Виды с такой широкой зоной толерантности называют *эвритопными*. Виды же, имеющие, наоборот, узкую зону толерантности, а значит, обладающие небольшой экологической пластичностью, называются *стенохитическими*.

Значение оптимума не является абсолютной величиной для конкретного вида, а зависит от стадии онтогенеза, периода жизни и от действия других факторов.

Следует отметить, что в природе все экологические факторы действуют совместно и организмы приспособ-

ливаются к их комплексному влиянию. Кроме того, аутоэкологический и синэкологический оптимумы часто не совпадают.

Помимо вышеизложенной закономерности «трех кардинальных точек» следует также назвать и другие закономерности действия экологических факторов:

- ♦ закон относительности действия экологических факторов;
- ♦ закон относительной заменяемости и абсолютной незаменимости экологических факторов.

Согласно первому из них, при изменении условий обитания интенсивность жизнедеятельности организма будет ограничиваться действием фактора, количество которого более всего отклоняется от оптимального значения. В случае, если оно выходит за границы минимума или максимума, существование организма становится вообще невозможным в данных условиях, даже если значения других факторов близки к оптимуму.

Экологический фактор, значение которого выходит за пределы минимума или максимума, ограничивая тем самым самую возможность существования организмов в данных условиях, называется *лимитирующим*, или *ограничивающим фактором*.

Оптимальное значение каждого из факторов зависит от уровня значений других. По этой причине в ряде случаев наблюдается взаимная компенсация недостатка или избытка действия одних факторов другими.

Например, недостаток пищи или избыточная влажность может частично компенсироваться оптимальным количеством тепла и света. Но такая взаимозаменяемость факторов никогда не бывает абсолютной. Полностью заменить действие одного из факторов совершенно невозможно. В этом и состоит суть второго закона.

Часто в литературе встречается термин *экотип*, под которым понимают совокупность организмов, обладающих одинаковой потребностью в определенном количестве того или иного экологического фактора.

Абиотические факторы

Среди абиотических факторов выделяют:

- ♦ климатические (влияние температуры, освещенности, влажности);
- ♦ геологические (землетрясение, извержение вулканов, движение ледников, сход селей и лавин и др.);
- ♦ орографические (особенности рельефа местности, где обитают изучаемые организмы).

Рассмотрим действие основных прямодействующих абиотических факторов: света, температуры и наличия воды.

10.4.2. Свет как экологический фактор

Свет играет в жизни организмов огромную роль. Достаточно напомнить, что зеленые растения (продуценты органических веществ), а значит, и все другие организмы всецело зависят от характера освещения, так как без него невозможна фотосинтетическая деятельность.

Основным источником света на нашей планете является Солнце. В спектре солнечного излучения различают ультрафиолетовые, видимые и инфракрасные лучи.

Ультрафиолетовые лучи (с длиной волны 0,06—0,39 мкм) в большом количестве оказывают отрицательное воздействие на все живое. Значительная их часть не достигает поверхности планеты и задерживается озоновым слоем атмосферы. Та же часть (относительно более длинноволновая), которая достигает поверхности земли, в умеренных дозах оказывает благотворное влияние на живые организмы. Более того, без хотя бы кратковременного облучения УФ-лучами невозможно их нормальное развитие. УФ-лучи способствуют синтезу высокоактивных биологических соединений (в частности, витамина D), стимулируют рост и деление клеток, повышают устойчивость к заболеваниям.

Часть спектра, которую способен различить человеческий глаз, называют видимым солнечным светом. Видимые лучи (длина волны 0,40—0,75 мкм) играют

основную роль в жизни организмов. Поглощаемое и используемое в процессе фотосинтеза излучение (так называемая *физиологически активная радиация* — ФАР) соответствует видимой части спектра. Длина волны ФАР равна от 0,38 до 0,71 мкм. Однако особенно важны оранжево-красные (длина волны 0,65—0,68 мкм) и сине-фиолетовые лучи (длина волны 0,40—0,50 мкм). У растений протекание физиологических процессов (цветение, плодоношение, рост) зависит от соотношения продолжительности дня и ночи в течение суток и носит название *фотопериодизм*. Фотопериодизм — приспособительная реакция растений, позволяющая им переходить в генеративное состояние только в наиболее благоприятное для этого время года. По отношению к фотопериодизму различают растения длинного и короткого дня. Длиннодневные растения зацветают при длине дня, большей некоторой критической величины (овес, клевер, пшеница, лен, свекла), — это обитатели умеренных и холодных широт; короткодневные растения зацветают при длине дня, меньшей некоторой критической величины (кукуруза, подсолнечник, рис, сахарный тростник, табак), — это обитатели теплых стран. Основным рецепторным органом растений является лист, в котором под действием света образуются гормоны, стимулирующие или тормозящие процессы цветения и плодоношения.

В жизни животных видимый свет играет огромную роль, поскольку является одним из основных факторов внешней среды, позволяющим, например, ориентироваться в пространстве. Зрение животных, т. е. способность воспринимать световые волны светочувствительными клетками, является одним из самых замечательных свойств, возникших в процессе эволюции.

Инфракрасные лучи (длина волны > 0,75 мкм) не воспринимаются глазом человека, однако оказывают большое влияние на организмы, прежде всего потому, что это *тепловые* лучи, принимающие участие в теплообмене.

Свет — это важнейший экологический фактор, оказывающий ограничивающее воздействие (в случае избыт-

ка или недостатка) на организм. Он не может быть замещен действием других факторов.

10.4.3. Температура как экологический фактор

Температура, как и освещенность, является основным ограничивающим экологическим фактором. В течение времени как световой режим на нашей планете достаточно однороден, температурный неодинаков и может значительно отличаться в различных областях, например в экваториальной зоне и более высоких умеренных широтах.

В процессе эволюции у некоторых организмов выработалось множество приспособлений, позволяющих регулировать температуру собственного тела. Организмы, температура тела которых практически не меняется при изменении температуры внешней среды, называют *гомойотермными* (к ним относятся птицы и млекопитающие).

У *пойкилотермных* организмов температура тела зависит от температуры окружающей среды (все другие группы организмов).

Температурные условия оказывают значительное влияние на формообразовательные процессы в органическом мире. Так, например, замечено, что у родственных между собой гомойотермных животных при переходе с южных границ ареала к северным (в северном полушарии) наблюдается увеличение размеров тела.

Эта закономерность известна как правило К. Бергмана. Кроме того, при таком же переходе уменьшаются выступающие части тела, что связано с регуляцией теплообмена (правило Д. Аллена).

Растения, которые произрастают в относительно холодных странах (тундре, высокогорьях), приобретают стелющуюся (шпалерную) форму или подушковидную (полушаровидную) форму. Это позволяет им лучше переносить низкие температуры, так как приземный слой всегда несколько теплее. А шар, как известно, обладает минимальной поверхностью при максимальном объеме.

В связи с этим у растений-подушек потери тепла будут минимальными.

Существует несколько основных механизмов терморегуляции:

- 1) физическая терморегуляция;
- 2) химическая терморегуляция;
- 3) поведенческая (этологическая) терморегуляция.

Суть *физической терморегуляции* заключается в том, что для тел живых организмов, в силу их физической природы, свойственен теплообмен с окружающей средой. Для того чтобы предотвратить нежелательные потери тепла, у многих организмов появляются специальные приспособления: шерстный покров млекопитающих, перьевой — птиц, густое опушение стеблей и листьев некоторых растений и т. д.

При избытке тепла основным путем терморегуляции у многих организмов является испарение с поверхности тела воды (например, транспирация у растений, потоотделение у млекопитающих и др.).

Химическая терморегуляция — это ответ организма на изменение температурного режима окружающей среды, выраженный в изменении интенсивности обмена веществ. Чем выше температура окружающей среды, тем выше интенсивность обменных процессов, и наоборот.

Третий механизм терморегуляции — *поведенческая* или *этологическая* регуляция — характерен только для животных. Она может осуществляться следующими способами:

- ♦ перемещением в пространстве;
- ♦ изменением позы;
- ♦ изменением плотности группы у стадных животных;
- ♦ изменением характера поведения.

Поведенческая терморегуляция характерна практически для всех животных.

По отношению к температуре выделяют следующие основные группы организмов:

криофилы — предпочитают относительно низкие температуры (например, многие диатомовые водоросли, некоторые рыбы);

мезофилы — предпочитают условия со средними положительными температурами (обитатели умеренных субтропических и тропических зон);

термофилы — организмы, живущие при очень высоких температурах среды — порядка 60—80° С (некоторые термофильные бактерии из горячих источников).

10.4.4. Вода как экологический фактор

Вода совершенно необходима всем живым организмам, но потребность в ней у разных живых существ разная (о свойствах воды см. 2.2.1 «Вода»).

В зависимости от требований, предъявляемых к водному режиму, среди растений различают следующие экологические группы:

гидратофиты — растения, постоянно живущие в воде;

гидрофиты — растения, лишь частично погружаемые в воду;

гелофиты — болотные растения;

гигрофиты — наземные растения, обитающие в чрезмерно увлажненных местах;

мезофиты — предпочитают умеренное увлажнение;

ксерофиты — растения, приспособленные к постоянному недостатку влаги; среди ксерофитов различают:

суккуленты — накапливающие воду в тканях своего тела (сочные);

склерофиты — теряющие значительное количество воды.

У животных в процессе эволюции также выработались приспособления, позволяющие без вреда для жизни переносить временный недостаток воды. Среди таких приспособлений следует назвать:

- ♦ развитие наружных покровов, препятствующих испарению (экзоскелет наземных членистоногих покрыт снаружи водонепроницаемой эпикутикулой, развитие чешуи у рептилий и др.);

- ♦ наличие жира, при окислении которого выделяется

значительное количество воды (жировые отложения у верблюдов, грызунов, некоторых насекомых);

- ♦ уменьшение потерь воды при экскреции — у обитателей засушливых стран основным конечным продуктом азотистого обмена является мочева кислота, при выделении которой не требуется вода в качестве растворителя (такой тип экскреции характерен для рептилий, паукообразных, насекомых, птиц, но у последних эту особенность нужно рассматривать как приспособление к полету (см. 8.12.7 «Птицы»)).

10.5. Взаимоотношения между организмами

Живые организмы находятся друг с другом в определенных отношениях. Эти отношения могут быть либо *симбиотическими*, либо *антибиотическими*. Однако может быть и так, что совместно обитающие на одной территории организмы не влияют друг на друга. Такая форма отношений называется *нейтрализмом*.

Симбиотические отношения — это такие отношения в сообществе, при которых участники извлекают от совместного сожительства определенную пользу или хотя бы не вредят друг другу. К симбиотическим можно отнести следующие формы отношений:

- ♦ собственно симбиоз (кооперация);
- ♦ мутуализм;
- ♦ комменсализм.

Собственно симбиозом (кооперацией) называют взаимовыгодное, но вовсе не обязательное сосуществование организмов, пользу из которого извлекают все участники (симбионты). В качестве примера можно привести симбиоз некоторых видов тропических раков-отшельников и актиний. На раковине, в которой прячется рак, поселяется актиния, защищающая его от нападения хищников, так как с помощью стрекательных клеток выделяет яд, смертельный для многих рыб. Рак же, переме-

щаяся по дну вместе с раковиной, способствует распространению актиний, ведущих прикрепленный образ жизни, а также увеличивает их кормовое пространство.

Мутуализм — особая форма симбиотических отношений, при которой либо один из партнеров, либо оба не могут существовать без сожителя. Мутуализм является частным случаем симбиоза, только более специализированного.

Примером является сосуществование некоторых травоядных копытных и микроорганизмов, обитающих в их желудке и кишечнике. У копытных, питающихся растительной пищей, отсутствуют ферменты, превращающие целлюлозу в более усвояемые вещества, вместе с тем такие ферменты выделяются бактериями. Таким образом, с одной стороны, наличие микроорганизмов в пищеварительной системе копытных является совершенно необходимым условием для нормального существования последних; с другой же стороны, находясь в желудке или кишечнике, микроорганизмы постоянно получают необходимые питательные вещества и не подвергаются резким изменениям условий окружающей среды.

Приведем другой пример мутуализма. Птица медоуказчик, разыскивая пчелиное гнездо, приводит к нему своего партнера капского медоеда. Тот разрывает гнездо и поедает мед и личинок пчел, а медоуказчик довольствуется остатками. Польза от такого сосуществования обоюдная для обоих партнеров.

В случае **комменсализма** один из партнеров получает пользу от сожительства, а другому присутствие первого безразлично. Этот тип взаимоотношений может быть представлен в двух формах: 1) **синойкии** (квартирантства) и 2) **трофобиоза** (нахлебничества).

Примером синойкии служит взаимоотношение некоторых видов актиний рода *дискосома* и тропических рыбок рода *амфиприон*. Рыбки используют актинию как убежище и в случае опасности скрываются среди щупалец (при этом сами не подвергаются действию стрекательных клеток). Сама же актиния прак-

тически не извлекает никакой пользы от подобного рода отношений.

В качестве примера трофобиоза можно привести отношения крупных хищников, например африканских львов, и падальщиков (чепрачных шакалов, пятнистых гиен, грифов, марабу и др.), которые поедают остатки жертв, убитых и частично съеденных хищниками.

Антибиотическими являются такие взаимоотношения между организмами, при которых один или же оба участника испытывают отрицательное воздействие партнера. К антибиотическим можно отнести следующие формы отношений:

- ◆ хищничество;
- ◆ паразитизм;
- ◆ конкуренцию;
- ◆ аменсализм.

Хищничество — это особая форма отношений, при которой один из участников (хищник) умерщвляет другого и использует его в качестве пищи. Это основная форма межвидовой борьбы за существование. Состояние популяции хищника очень тесно связано с состоянием популяции жертв (см. раздел «Методы экологических исследований», модель Лотки—Вольтерры). Однако жесткой зависимости в отношении вида жертвы практически никогда не наблюдается и по мере сокращения численности популяции одного вида хищник переключается на другой. Так, например, волки в качестве пищи могут использовать самых разных животных: косуль, кабанов, оленей, зайцев, мышей, некоторых птиц, лягушек, ящериц, насекомых и их личинок и др.

Частным случаем хищничества является **каннибализм** — умерщвление и поедание себе подобных. Это явление отмечается лишь в экстремальных условиях, когда другие виды жертв практически недоступны. Каннибализм характерен для многих видов рыб, амфибий, рептилий. Среди млекопитающих случаи каннибализма известны у крыс, хомяков, бурых медведей, некоторых кунных, а также у человека.

Паразитизм в достаточной степени сходен с хищ-

ничеством, однако паразит не убивает сразу своего хозяина, а длительное время использует его как источник пищи. Различают *облигатных* и *факультативных* паразитов.

Облигатные паразиты ведут исключительно паразитический образ жизни и вне организма хозяина либо погибают, либо находятся в неактивном (анабиотическом) состоянии. Примером облигатных паразитов могут служить вирусы, жизнедеятельность которых непосредственно связана с организмом — хозяином.

К факультативным паразитам относятся те виды, представители которых ведут паразитический образ жизни, но в случае необходимости могут нормально жить во внешней среде. Например, некоторые виды патогенных грибов и микроорганизмов.

Возбудители заболеваний человека, животных и растений являются паразитическими организмами различной природы — вирусы, бактерии, грибы, животные (паразитические черви) и др.

Конкуренция — это тип антибиотических отношений, при котором организмы соперничают друг с другом, пытаясь лучше и быстрее достичь какой-либо цели (конкуренция за пищевые ресурсы, полового партнера, убежище, свет и др.).

Особенно острая конкурентная борьба разворачивается между видами, занимающими практически сходные экологические ниши. Г. Ф. Гаузе была сформулирована теорема, названная *«теоремой исключения Гаузе»*. Она гласит: *«Два вида не могут сосуществовать в одной и той же местности, если их экологические потребности идентичны. Такие виды обязательно должны быть разобщены в пространстве или во времени»*.

Различают две формы конкурентной борьбы: межвидовая и внутривидовая конкуренция. Конкурентные отношения играют огромную роль в процессе эволюции (см. «Борьба за существование»).

Аменсализм — тип абиотических отношений, при котором один организм, воздействуя на другой, подавляет его жизнедеятельность, а сам при этом не испыты-

вает никаких отрицательных влияний со стороны подавляемого.

Частным случаем аменсализма является *аллелопатия* — влияние одного организма на другой, при котором во внешнюю среду выделяются продукты жизнедеятельности одного организма, отравляя ее и делая непригодной для жизни другого. Это явление распространено среди растений, и его особенно важно учитывать при совместном выращивании сельскохозяйственных культур.

10.6. Популяционная экология

Выше было дано одно из многих определений популяции (см. разд. «Основные экологические понятия и термины»). Несмотря на все разнообразие формулировок, суть их при этом не меняется. В целом можно сказать, что *популяцией называется совокупность особей одного вида, совместно проживающих на определенной территории в течение довольно длительного времени, связанных друг с другом той или иной степенью панмиксии и достаточно изолированных от других таких же совокупностей*. Это определение применимо и к двуполом перекрестнооплодотворяющимся популяциям.

В группах, состоящих из особей, размножающихся преимущественно бесполом путем, популяцией принято считать *группу близких по происхождению особей, занимающих одну и ту же экологическую нишу в пределах ареала и отделенную от других таких же групп пространством с меньшей численностью или отсутствием представителей данного вида*.

Любая популяция занимает в природе определенную экологическую нишу (категория функциональная), а также характеризуется определенным пространственным распространением, т. е. местообитанием (толкование этих терминов см. в разделе «Основные экологические понятия и термины»).

При описании популяций обращается особое внимание на их размер, длительность обитания на данной тер-

ритории, занимаемое пространство, степень генетической самостоятельности и т. д.

Система, состоящая из иерархически соподчиненных популяций, называется *видом*. Рассматривая популяции в пространственно-генетическом отношении, различают популяции:

- ♦ географические;
- ♦ экологические;
- ♦ элементарные.

Географическая популяция представляет собой совокупность групп пространственно смежных экологических популяций. Основными критериями при выделении географических популяций являются: 1) величина занимаемой территории; 2) степень миграции особей между группами смежных популяций.

Экологическая популяция представляет собой также совокупность пространственно смежных группировок особей, однако степень общения между ними выше по сравнению с географическими популяциями.

Элементарная популяция (категория самого мелкого ранга) — элементарная группировка особей, характеризующаяся практически полной панмиксией.

По способности к самовоспроизведению обычно различают *перманентные* и *темпоральные* популяции.

Перманентная популяция — это саморегулирующаяся система родственных между собой особей, относительно устойчивая в пространстве и во времени, способная к неограниченно длительному самовоспроизведению. Таким образом, именно перманентные популяции являются элементарными единицами эволюции.

Темпоральная популяция — это неспособная к длительному самовоспроизведению, неустойчивая в пространстве и во времени система. Такие популяции не могут достаточно долго существовать независимо от перманентных. Их роль в процессе эволюции опосредована через изменения, происходящие в перманентных популяциях.

В ряде случаев с течением времени темпоральные популяции могут преобразоваться в перманентные при

условии приобретения определенной устойчивости и способности к саморегуляции.

В зависимости от способа размножения различают панмиктические, клональные и клонально-панмиктические популяции.

Панмиктическими называют популяции, состоящие из особей, размножающихся половым путем, для которых характерно перекрестное оплодотворение.

Популяции, состоящие из особей, для которых характерно только бесполое размножение, называют *клональными*.

В том случае, когда половое размножение сочетается с бесполом, говорят о *клонально-панмиктических популяциях*.

Популяции характеризуются определенной структурой организацией, при этом чаще всего учитываются половой, возрастной состав и пространственно-экологическая структура.

Естественно, *половая структура* свойственна только популяциям раздельнополых организмов. Теоретически соотношение полов в популяциях должно было бы быть одинаковым: 50% от общей численности должны составлять самцы (мужские особи), а 50% — самки (женские особи). Вместе с тем фактически этого не наблюдается. Причины такого «отклонения» могут быть самыми разнообразными, начиная от действия тех или иных факторов среды и кончая генетическими и физиологическими особенностями вида. Например, у некоторых рыб (р. пецилия) различают 3 типа половых хромосом: Y, X и W, из них Y-хромосома несет гены мужского пола, а X и W-хромосомы — гены женского пола, но разной степени «мощности». Если генотип особи имеет вид YY, то развиваются самцы, если XY — самки, если же WY, то в зависимости от условий среды развиваются половые признаки самца или самки.

В популяциях меченосцев соотношение полов зависит от значения pH среды. При pH = 6,2 количество самцов в потомстве составляет 87—100%, а при pH 7,8 — от 0 до 15%.

Возрастной состав (или *возрастная структура*) может быть абсолютным и относительным. *Абсолютный возрастной состав* выражает численность определенных возрастных групп в определенный момент времени. *Относительный возрастной состав* выражает долю или процент особей данной возрастной группы по отношению к общей численности популяции. Возрастной группой называют группу особей популяции, появившуюся в определенное время или промежуток времени.

Возрастной состав определяется целым рядом свойств и особенностей, присущих виду, к которым можно отнести:

- ♦ время достижения особями половой зрелости;
- ♦ общую продолжительность жизни;
- ♦ длительность периода размножения;
- ♦ продолжительность периода покоя;
- ♦ частоту приплода;
- ♦ смертность;
- ♦ тип динамики численности.

В зависимости от способности особей к размножению различают три группы:

предрепродуктивную (предгенеративную) — особи, принадлежащие к этой группе, еще не способны размножаться;

репродуктивную (генеративную) — особи способны размножаться;

пострепродуктивную (постгенеративную) — особи уже не способны размножаться.

Возрастные группы могут быть подразделены и на более мелкие категории, например, у растений выделяют следующие состояния: покоящаяся семя; проростки и всходы; ювенильное состояние; имматурное состояние; виргинильное состояние; раннее генеративное; среднее генеративное; позднее генеративное; субсенильное; сенильное (старческое); состояние полутрупа.

С течением времени возрастной состав популяций может изменяться.

Пространственно-этологическая структура популяций определяется характером распределения особей и

зависит от особенностей окружающей среды и этологии (особенностей поведения) самого вида. Распределение особей в пределах занимаемого ими ареала может быть *равномерным, неравномерным и случайным*. Равномерное распределение свойственно для популяций, существующих в условиях равномерного распределения факторов среды или состоящих из особей, проявляющих друг к другу антагонизм. Неравномерное распределение характерно для популяций, состоящих из особей, ведущих групповой (стадный) образ жизни.

По характеру использования территории среди животных различают *кочевые* и *оседлые* виды. Для кочевых видов характерен экстенсивный тип использования территории, а для оседлых — интенсивный.

Популяции характеризуются также и рядом свойств, важнейшими из которых являются: плотность, рождаемость, смертность, выживаемость, скорость роста и стратегия популяций.

Плотность популяции — это число особей (или биомасса) данной популяции, приходящееся на единицу площади (или объема).

Рождаемость — свойство популяции увеличивать свою численность. Для млекопитающих рождаемость определяют как число потомков, рождаемых одной самкой за год. Различают максимальную и фактическую рождаемость. Максимальная рождаемость — это максимальная реализация возможности рождения при отсутствии лимитирующих (ограничивающих) факторов среды. Фактическая рождаемость отражает реальное состояние популяции.

Смертность — это свойство популяции уменьшать свою численность за счет гибели особей. Помимо смертности численность популяции может уменьшаться также за счет *эмиграции*.

Смертность, как и рождаемость, зависит от ряда причин: условий среды, состояния и численности популяции, полового, возрастного состава и проч. Она может быть выражена как отношение умерших особей за определенный промежуток времени к числу всех особей по-

пуляции. Различают минимальную смертность, т. е. минимально возможную величину смертности, и фактическую смертность.

Важнейшим свойством популяции является *выживаемость*, т. е. число особей (%), сохранившихся в популяции за определенный промежуток времени. Выживаемость часто зависит от ряда причин, влияющих на нее, например возрастного и полового состава особей, действия тех или иных факторов среды и др.

Графически зависимость выживаемости, например, от возраста, может быть представлена в виде *кривых выживания*. При этом выживаемость может быть выражена либо как абсолютное число выживших особей, либо их процент от исходного числа особей в популяции:

$$Z = \frac{n}{N} \cdot 100\%,$$

где Z — величина выживаемости, %;

n — число выживших;

N — численность исходной популяции.

На рис. 10.3. изображены 3 наиболее показательные кривые выживания. Кривая А характерна для тех популяций, в которых основным фактором, влияющим

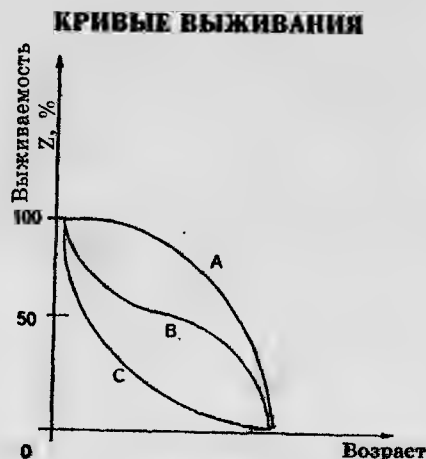


Рис. 10.3

на выживание, является старение особей, хотя небольшая часть гибнет и вскоре после рождения. Для популяций, кривая выживания которых имеет вид кривой В, основными факторами, влияющими на выживание, являются смертность в ранний период жизни и старение особей (поэтому она приобретает S-образный вид). В третьем случае (кривая С) смертность постоянна в течение всей жизни.

Скорость роста популяции — это изменение ее численности в единицу времени. Скорость роста может быть изображена в виде кривой роста популяции (рис. 10.4).

Если обозначить численность популяции через N , а время, в течение которого эта численность изменяется, — через t , то чистая скорость роста популяции есть отношение dN/dt . В этом случае увеличение численности популяции рассматривается как сумма вкладов всех составляющих ее особей. Средняя или удельная скорость роста численности популяции может быть выражена как:

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N}$$

СКОРОСТЬ РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

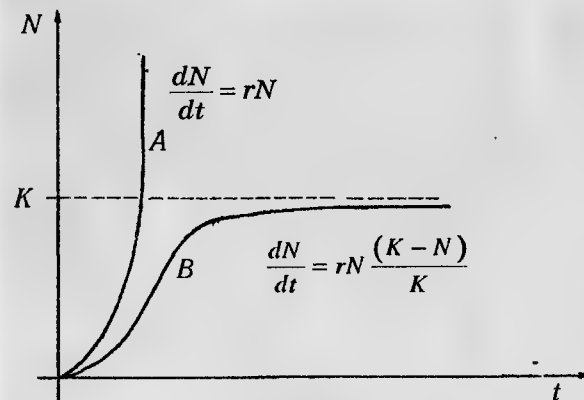


Рис. 10.4

В отсутствие конкуренции удельная скорость роста равна постоянной величине r , которая характеризует свойства самой популяции и называется врожденной скоростью роста численности популяции. Таким образом имеем:

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r \text{ или } \frac{dN}{dt} = rN.$$

При $r > 0$, последнему уравнению соответствует кривая А рисунка 10.4, характеризующая неограниченный экспоненциальный рост численности популяции.

Однако в реальных условиях на ограниченных пространствах, которые занимает популяция, необходимо учитывать конкурентное отношение между особями.

Когда число особей в популяции на единицу пространства невелико, конкуренция практически не влияет на удельную скорость роста численности, т. е. скорость роста примерно равна величине r (район точки А) (рис. 10.5). Если же численность достигает предельной величины K , которая может поддерживаться в данных условиях на данной территории (без ее расширения) — точка (В), удельная скорость роста падает до 0. Величину K называют емкостью экосистемы, или предельной плотностью насыщения.

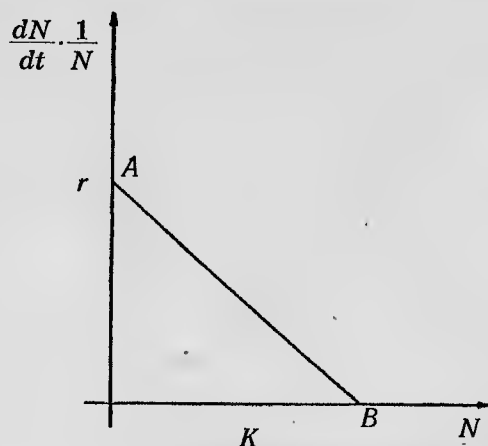


Рис. 10. 5 (объяснения в тексте)

Поскольку зависимость между удельной скоростью роста численности популяции и увеличением численности популяции в данных условиях на данной территории прямолинейна и обратнопропорциональна, то:

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = \frac{-r}{K} \cdot N + r \text{ или } \frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right),$$

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot n \frac{(K - N)}{K}.$$

Последнее уравнение описывает сигмоидную кривую (рис. 10.4) роста численности популяции, показывающую, что он продолжается лишь до определенного момента, пока не достигнет предельной величины K .

Определение стратегии популяций обычно связывают с так называемой r/K -концепцией, т. е. концепцией r - и K -отбора. В популяциях, состоящих из быстро размножающихся особей, действует r -отбор, в тех же популяциях, которые состоят из особей, медленнее размножающихся, но более конкурентоспособных, действует K -отбор. Буквы r и K относятся к параметрам логистического уравнения (см. выше).

r -популяции характеризуются: высокой плодовитостью, быстрым размножением, коротким периодом индивидуального развития, малыми размерами особей, но слабой конкурентоспособностью и, как правило, отсутствием заботы о потомстве. Популяции с r -стратегией достаточно быстро расселяются и занимают обширные территории, однако они малоустойчивы и не могут стать доминантами в сообществах.

Для K -популяций характерны противоположные свойства. Но самым главным является большая конкурентоспособность K -популяций. Важно подчеркнуть, что именно они населяют стабильные местообитания, в то время как r -популяции более распространены в нестабильных.

Численность популяций может колебаться с определенной частотой. Такие циклические колебания численности называются циклами.

Изменение численности зависит от целого ряда фак-

торов среды — абиотических, биотических и антропогенных. Однако всегда можно выделить *ключевой фактор*, наиболее сильно влияющий на рождаемость, смертность, миграцию особей и т. д.

10.7. Экология экосистем

Сообщества представляют собой сплошные многокомпонентные системы. Помимо живых организмов, важнейшими составляющими экосистем являются вода, углекислый газ, кислород, неорганические вещества, а также энергия.

10.7.1. Типы питания

Живые организмы, входящие в состав сообщества (биоценоза) в зависимости от типа питания обычно делятся на две группы — автотрофы и гетеротрофы.

Автотрофами называют организмы, которые обладают способностью синтезировать органические вещества из неорганических, используя для этого световую энергию солнца или энергию химических связей.

В зависимости от источника используемой энергии различают две группы организмов: фотоавтотрофы и хемоавтотрофы.

Для фотоавтотрофов основным источником энергии является световое излучение Солнца, при этом органические вещества образуются в процессе фотосинтеза. К фотоавтотрофам относятся растения (за исключением специализированных паразитных форм), а также сине-зеленые водоросли, или цианобактерии.

Хемоавтотрофы — это организмы, которые в качестве источника энергии для образования органических веществ используют энергию химических связей. К хемоавтотрофам относятся водородные, нитрифицирующие бактерии, железобактерии, бактерии, окисляющие муравьиную кислоту, и др.

Гетеротрофами называют организмы, нуждающиеся в готовых, синтезированных автотрофами, органи-

ческих соединениях и получающие их в качестве пищи. К ним относят животных, грибы, слизевиков, а также хемоорганогетеротрофных бактерий. Основным источником энергии для них является энергия, выделяющаяся при расщеплении химических связей органических веществ. Таким образом, гетеротрофы всецело зависят от автотрофов.

Помимо названных типов питания для некоторых организмов характерен так называемый *миксотрофный*, или *смешанный*, тип питания. Такие организмы, с одной стороны, способны сами синтезировать органические вещества в процессе фотосинтеза (по автотрофному типу), а с другой — могут питаться готовыми органическими соединениями (т. е. по гетеротрофному типу). К миксотрофам, например, относятся насекомоядные растения, представители отдела эвгленовых водорослей, некоторые красные водоросли (р. компсогон).

Существует несколько типов гетеротрофного питания.

Голозойный тип питания свойствен организмам, которые потребляют (заглатывают) твердые куски пищи, подвергаящиеся затем перевариванию и всасыванию. Этот тип питания характерен для животных.

Сапрофитный (или сапротрофный) тип питания свойствен организмам, поглощающим органику не путем захвата частиц, а непосредственно через клеточные стенки из растворов. К сапрофитам относятся грибы, слизевки, некоторые бактерии. Эти организмы обитают на разлагающихся останках других живых организмов.

Паразитический тип питания свойствен организмам, питающимся за счет других живых организмов. В этом случае один из них называется паразитом, а другой — хозяином. Паразиты могут питаться либо заглатывая твердые частицы (по голозойному типу), либо поглощая питательные вещества через клеточную стенку (по сапротрофному типу). Паразиты встречаются во всех основных царствах органического мира: у вирусов (облигатные генетические паразиты), многих прокариот (патогенные микроорганизмы), среди эукариот — у растений, животных и грибов.

10.7.2. Поток энергии и круговорот веществ в природе

В биоценозах органические вещества первично синтезируются автотрофами, а затем поглощаются (поедаются) гетеротрофами. Все неорганические вещества, необходимые для синтеза органики, поступают в биоценоз из окружающего организм неорганического мира. На основании этого органический и неорганический мир рассматривают как некую общность — биогеоценоз.

Постепенно в результате выделения организмами отходов жизнедеятельности или после их гибели органические соединения подвергаются минерализации и вновь распадаются до исходных неорганических веществ, которые затем опять могут быть использованы для синтеза органики. Таким образом, в природе происходит настоящий *круговорот веществ*. Наиболее изучены круговороты воды и основных органических элементов (углерода, кислорода, азота, водорода, фосфора и серы).

Энергия же не может циркулировать в пределах экосистемы, а передается однонаправленным потоком: от автотрофов к гетеротрофам разных уровней. При передаче энергии с одного трофического уровня на другой (например, от автотрофов к гетеротрофам) большая ее часть рассеивается в виде тепла, и лишь около 5—10% от первоначального количества передаются по пищевой цепи (см. ниже).

Поскольку для живых организмов энергия доступна только в двух ее формах — в форме энергии химических связей и в форме света, тепловая энергия не может быть вновь использована. По этой причине говорят об *однонаправленном потоке энергии*:

Световое излучение солнца —→ Автотрофы —→ Гетеротрофы разных уровней.

E —→

10.7.3. Цепи питания (пищевые цепи).

Правило экологической пирамиды

Передача энергии, заключенной в пище, от ее первоначального источника (растений) осуществляется через ряд организмов, каждый из которых служит пищей последующим. Такая последовательность организмов называется *цепью питания* сообщества, а каждое звено цепи — *трофическим уровнем*.

Первый трофический уровень в пищевых цепях представлен автотрофами (например, растениями), которые называются *продуцентами*, так как именно эти организмы «производят» основное количество первичной органики.

Продуценты служат пищей для организмов, находящихся на втором трофическом уровне, так называемых *консументов первого порядка* (растительноядные животные, например, копытные млекопитающие и др.).

Третий трофический уровень занимают *консументы второго порядка*, использующие в качестве пищи организмы, находящиеся на предыдущем уровне (хищные животные, некрофаги или паразиты).

Далее обычно следует четвертый и пятый (редко больше) трофические уровни. Последний уровень обычно занимают редуценты. *Редуцентами* называются сапрофитные организмы, разлагающие сложные органические соединения до относительно простых неорганических веществ. Сам процесс превращения органических остатков в неорганические называют *минерализацией*.

Основными редуцентами являются бактерии и грибы. Причем бактерии принимают участие в разложении остатков животного происхождения, так как тяготеют к субстратам со слабощелочной реакцией, а грибы, наоборот, предпочитают слабокислые субстраты, поэтому принимают основное участие в разложении остатков растительного происхождения.

Чаще всего пищевые цепи в естественных сообществах сложным образом переплетаются, поэтому, анализируя трофические взаимоотношения реального биогеоценоза, обычно говорят о *пищевых сетях*. Дело в том,

что большинство организмов в качестве пищи могут использовать сразу несколько объектов (кроме монофагов), например, филины питаются самыми разными животными: лесными мышами, полевками, сонями, некоторыми птицами, летучими мышами, зайцами, змеями и т. д.

Пищевые цепи можно представить в виде пирамиды, называемой *экологической пирамидой*. Количество продуцентов в пирамиде всегда выше, чем всех последующих консументов различных уровней. Объясняется это все той же потерей энергии при передаче ее с одного трофического уровня на другой. По этой причине основание пирамиды, образованное продуцентами и обращенное к источнику энергии — Солнцу, всегда шире остальной части. Постепенное сужение пирамиды сверху отражает уменьшение количества организмов, способных удовлетворить свои энергетические потребности за счет предыдущего уровня. Эта закономерность носит название *правила экологической пирамиды*.

Правило экологической пирамиды применимо не только к количеству особей, занимающих тот или иной уровень (пирамида чисел Элтона), но и к другим показателям, отражающим количественные отношения трофических уровней. При составлении пирамид может также учитываться суммарная биомасса организмов на каждом трофическом уровне (пирамида биомасс); сумма всей энергии, заключенной в особях на каждом трофическом уровне (пирамида энергий).

10.7.4. Смена биогеоценозов

Последовательная смена биогеоценозов (экосистем), или *сукцессия*, является их важнейшей особенностью. Причем при смене одних биогеоценозов другими соблюдается определенная преемственность. Сукцессии — это необратимые, постепенные процессы (хотя в случае циклических сукцессий наблюдается обратимость), приводящие к изменению флористического и фаунистического состава, а также самой структуры сообщества.

Причины изменения характера и структуры биогео-

ценоза могут быть как внешними (например, изменение климата), в этом случае имеют место *аллогенные сукцессии*, так и внутренними (например, при изменении плотности популяции), в этом случае сукцессии называются *автогенными*.

Если сукцессия происходит естественным образом и вызвавшие ее причины не связаны с тем или иным видом деятельности человека, то она называется *природной сукцессией*. Если же изменения в биогеоценозе обусловлены деятельностью человека, то в этом случае говорят об *антропогенной сукцессии*.

Автогенные сукцессии могут быть 2 основных типов: первичные и вторичные.

Первичные сукцессии — это процесс формирования сообществ живых организмов в таких условиях, в которых они до этого отсутствовали (например, на вновь поднявшихся с океанского дна островах вулканического происхождения).

Вторичные сукцессии — это процесс восстановления и формирования новых сообществ в условиях, в которых они (сообщества) прежде существовали, но были уничтожены. Примером может служить восстановление растительности на выжженных участках степи.

Сукцессионные изменения происходят обычно до тех пор, пока не сформируется стабильная экосистема, производящая максимальную биомассу на единицу энергетического потока. Такое самовозобновляющееся, устойчивое и находящееся в равновесии со средой сообщество называется *климаксным*. В случае *циклических* (или *вековых сукцессий*) после установления некоторого устойчивого состояния происходит возврат к исходному состоянию сообщества. Затем все повторяется. Продолжительность таких циклов может составлять от нескольких десятков до нескольких сотен лет (отсюда и название — *вековые*).

Примером сукцессии может служить процесс изменения характера и структуры биогеоценоза при опустынивании степей, саванн, а также процесс зарастания озера и образования болота, а затем и леса на его месте.

10.8. Основы учения о биосфере

Биосфера — это активная оболочка Земли, в которой совместная деятельность живых существ проявляется как особый *биогеохимический* фактор, иными словами, это часть пространства, структура и свойства которой в той или иной степени определяются *настоящей* или *прошлой* деятельностью живых организмов. Биосфера представляет собой экосистему самого высокого — общепланетарного — ранга.

Не следует представлять биосферу в отрыве от других земных оболочек. Это скорее та совокупная их часть, которая не только заселена живыми существами, но также и активно ими преобразуется. Пространственно и функционально она теснейшим образом связана как с литосферой, так и с атмосферой и гидросферой, занимая определенную их часть.

Термин *биосфера* был предложен впервые австрийским геологом и экологом Э. Зюссом в 1875 г., а учение о биосфере было создано В. И. Вернадским в 20—30-х гг. XX в. В его основу было положено представление о планетарной биогеохимической функции живого вещества и о сложной организованности биосферы, которая является продуктом сложных превращений материальных, энергетических и информационных потоков за время геологической истории планеты.

Биосфера занимает нижнюю часть атмосферы, верхние слои земной коры, поверхность суши и всю гидросферу. Общая толщина слоя биосферы составляет около 17 км. В глубь литосферы живые организмы проникают до 6,5—7 км; в гидросфере они заселяют всю ее толщу, т. е. до дна мирового океана (в некоторых местах проникают на глубину свыше 11 км). В атмосфере живые организмы встречаются в нижней ее части, называемой тропосферой, выше которой располагается озоновый экран. Более широкое распространение живых организмов ограничивает ряд сдерживающих (лимитирующих) факторов. Так, проникновению живых организмов в глубь литосферы препятствует высокая температура земных недр, а дальнейшему распространению в атмосфере выше озо-

нового экрана — губительное для всего живого ультрафиолетовое излучение.

Биосфера — это сплошная многокомпонентная система, состоящая из ряда отдельных структур. По Вернадскому, вещество биосферы состоит из:

живого вещества — совокупности всех живых организмов, населяющих нашу планету;

косного вещества — совокупности всех неживых тел, которые образуются в результате процессов, не связанных с деятельностью живых организмов (например, образование горных пород магматического происхождения, извержение вулканов и т. д.);

биогенного вещества — совокупности тел, образовавшихся в результате жизнедеятельности живых организмов (например, породы осадочного происхождения: известняки, ракушечник, мел и др., а также нефть, газ, каменный уголь, кислород атмосферы и др.);

биокосного вещества — особого природного тела — почвы, представляющего собой результат совместной деятельности живых организмов, а также физико-химических и геологических процессов, протекающих в неживой природе; а также: радиоактивного вещества, распадающихся атомов и вещества космического происхождения.

Биосфера подразделяется на 4 крупные градации:

- ◆ моря;
- ◆ лиманы;
- ◆ пресные водоемы;
- ◆ суша.

Элементарной единицей биосферы являются биогеоценозы.

Живое вещество биосферы — это главнейший ее компонент. Общая масса всех живых организмов, обитающих на нашей планете, равна около $2,4-3,6 \times 10^{12}$ т, что составляет всего 0,01—0,02% от массы косного вещества.

Важнейшим свойством живого вещества является

способность к воспроизводству и распространению по планете. Причем все вещества и энергию, необходимые для обмена веществ, организмы получают из окружающего их мира. Деятельность живых организмов обуславливает осуществление *круговорота веществ*, т. е. непрерывного циклического неравномерного во времени и пространстве перемещения и превращения веществ, происходящего при непосредственном участии живых организмов.

В обеспечении круговорота, помимо живых организмов, принимают участие и все другие оболочки планеты: атмосфера, литосфера и гидросфера. Наиболее значительными являются круговороты биогенных элементов: углерода, водорода, кислорода, фосфора, серы, а также воды.

При изучении биосферы особое внимание уделяется следующим основным аспектам:

- ♦ энергетическому;
- ♦ биогеохимическому;
- ♦ информационному;
- ♦ пространственно-временному.

10.9. Биология охраны природы

Проблема охраны природы заявила о себе наиболее остро лишь в XX в., что связано с возросшими темпами развития промышленности, внедрением новых методов ведения сельского хозяйства, использованием новых, ранее неизвестных источников энергии (в том числе атомной), развитием транспорта, освоением космического пространства, разработкой новых способов ведения войны, и т. д. Система охраны природы представляет собой комплекс природоохранных мероприятий, направленных на сохранение естественных экосистем, сохранение генофонда популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений, грибов и т. д., уменьшение воздействия человека на окружающую среду, а также внедрение методов рационального использования

и контроля за состоянием экосистем и ресурсов. Система охраны природы действует на основании международного, государственного и местного законодательства.

В настоящее время основной причиной резкого сокращения численности отдельных видов, обеднения биоценозов, их изменения и преобразования биосферы в целом является деятельность людей. Действие антропогенного фактора (связанного с деятельностью человека) привело к трансформации (антропогенная трансформация) природных экосистем практически во всех частях нашей планеты. При существующих тенденциях, уже через 20 лет возможна потеря половины генофонда живых организмов, многие из которых до сих пор остаются неизвестными для ученых. Все возрастающая промышленно-хозяйственная деятельность человека влечет за собой:

- ♦ истощение природных ресурсов;
- ♦ разрушение природного ландшафта и замену его искусственной средой, часто менее пригодной для хозяйственной деятельности, чем естественная;
- ♦ загрязнение окружающей среды отходами и продуктами производства.

Например, окружающий нас атмосферный воздух загрязнен более чем 200 вредными для здоровья людей, животных и нормального развития растений веществами. За последние годы возрастает содержание в атмосфере углекислого газа. Если 100 лет назад его концентрация равнялась 0,029%, то в настоящее время она составляет 0,032%. Повышение нынешнего уровня содержания углекислого газа в два раза приведет к увеличению среднегодовой температуры на планете примерно на 4°C, в результате чего может начаться таяние льдов Арктики и Антарктиды, а уровень Мирового океана поднимется на 35 м. При сжигании топлива в атмосферу выделяется все большее количество углекислого газа, а лесов, в основном его поглощающих, становится все меньше. С целью недопущения возникновения и развития подобных экологических катастроф разработана система природоохранных мероприятий, в основном сводящаяся к следующему:

- 1) создание охраняемых территорий (заповедников, заказников, национальных парков);
- 2) разработка систем наблюдения — мониторинга (в том числе биомониторинга), позволяющих осуществлять контроль за состоянием окружающей среды, судить о степени ее деградации, источниках загрязнения, а также делать прогнозы о дальнейших тенденциях развития и функционирования экосистем. Специфическим методом мониторинга является биоиндикация — определение степени деградации среды по изменению биоиндикаторов (некоторых чувствительных организмов);
- 3) принятие законов, обеспечивающих правовую основу природоохранных мероприятий и предусматривающих формы ответственности за нарушение режима заповедных территорий, загрязнение почвы, воды, воздушного пространства и варварское отношение к природе, жестокое обращение с животными, браконьерство;
- 4) разработка методов разведения редких и исчезающих видов животных и растений и их интродукция (переселение) на охраняемые территории, новые места обитания, а также в зоопарки и ботанические сады;
- 5) просветительская работа — разъяснение населению (в том числе через средства массовой информации) задач и методов системы охраны природы и необходимости ограничения использования ресурсов, недопустимости хозяйственного использования охраняемых территорий.

Первостепенное значение в деле охраны природы отводится совершенствованию самой системы промышленно-хозяйственной деятельности человека. Уменьшить поступление нежелательных веществ, излучений, тепла и т.д. позволяет новая рациональная промышленная технология, предлагающая наиболее эффективные и щадящие для природы методы превращения исходных материалов в предметы потребления или средства производства. В этой связи наиболее важная роль отводится интенсификации производства. Существует три пути ин-

тенсификации химико-технологических процессов: автоматизация, механизация и переход к непрерывным технологиям производства (так называемый *замкнутый цикл*), при этом потери сырья и количество поступающих в окружающую среду отходов производства резко снижаются.

Не менее существенной проблемой является разработка новых более щадящих методов сельского хозяйства. Большинство возделываемых современными методами почв истощено. В связи с ростом населения (особенно в бедных странах так называемого «третьего мира») человечеству грозит продовольственный кризис планетарного масштаба. В настоящее время около 1 млрд человек живут в полной нищете и не получают полноценного питания. Для повышения продуктивности сельского хозяйства необходимы: 1) разработка новых агротехнических приемов, отказ от системы монокультуры и применение севооборота; 2) разумное комбинирование севооборота и внесения удобрений, что повышает урожайность; 3) сведение до минимума использования средств искусственной защиты растений, распространение биологических средств борьбы с вредителями; 4) разработка противозерозийных мероприятий; 5) повышение урожайности растений и продуктивности сельскохозяйственных животных, развитие селекционных работ, направленных на выведение более качественных во всех отношениях пород и сортов.

Наиболее сложной задачей в настоящее время является сохранение генофонда редких и находящихся под угрозой исчезновения растений и животных. С этой целью для придания таким видам особого статуса создаются «Красные книги» международного, государственного и местного уровней. В Красных книгах приводятся сведения по распространению, биологии отдельных видов, причинах сокращения их ареалов и необходимых мерах их охраны.

Практически обеспечить выживание как редких и исчезающих, так и пока еще относительно распространенных видов растений и животных можно лишь на спе-

специализированных охраняемых территориях: в заповедниках, заказниках и национальных парках.

Заповедники — особо охраняемые территории, полностью изъятые на вечные времена из хозяйственного использования человеком в целях сохранения естественных природных комплексов, редких видов животных, растений, а также ограниченного проведения научных наблюдений. Охота, рыбная ловля, сбор лекарственных растений, вырубка леса и т.д. на территории заповедников категорически запрещены. Запрещены также посещение заповедников, прохождение по их территории без специальных разрешений, разведение огня. За нарушение заповедного охранного режима в нашей стране предусмотрены административная и уголовная ответственность. Особой формой заповедников являются биосферные заповедники — уникальные участки девственной природы, никогда ранее не вовлекавшиеся в систему хозяйственной деятельности человека. В нашей стране существует 54 заповедника, из них 12 — имеют статус биосферных. Перечислим некоторые из них: Дарвинский, Хоперский, Кабардино-Балкарский, Дальневосточный морской, Байкальский, Кедровая Падь, Остров Врангеля и т.д. Биосферные заповедники России: Лапландский, Центральнолесной, Приокско-Террасный, Воронежский, Кавказский, Центральночерноземный, Астраханский, Саяно-Шушенский, Сохондинский, Сихотэ-Алиньский, Кроноцкий. В 1995 г. был создан Ростовский заповедник (пл. 9462,8 га).

Заказники — территории или акватории, на которых запрещены отдельные формы хозяйственной деятельности человека с целью обеспечения охраны отдельных видов живых организмов, биоценозов, ландшафтов и т.д. Различают фаунистические, флористические, геологические и другие формы организации заказников. В зависимости от поставленных целей заказники создаются для восстановления или увеличения численности промысловых животных (охотничьи заказники), для обеспечения гнездования и линьки птиц, охраны особо ценных лесных массивов, участков ландшафта и др. В бывшем СССР существовало около 3 тыс. заказников. В Ростовской

области создано 24 заказника местного значения и 1 (Цимлянский) — общероссийского.

Национальные парки — охраняемые участки территории или акватории, на которых ведутся научные исследования, просветительская деятельность, а также осуществляется рекреация (ограниченное посещение отдельными организованными группами людей) под руководством проводника или гида, на специально выделенных для этого участках или площадках. Национальный парк — основная форма охраны природы в зарубежных странах. К национальным паркам России относятся: Лосиный Остров, Самарская Лука, Сочинский национальный парк. Крупнейшими зарубежными парками являются: Йеллоустонский (США), Серенгети (Кения), Казирanga (Индия).

10.10. Ноосфера

Термин «ноосфера» в буквальном переводе с греческого языка означает сфера разума. Он был впервые введен в науку великим русским ученым В.И. Вернадским. Согласно Вернадскому, «... ноосфера есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни, перестраивать коренным образом, по сравнению с тем, что было раньше ... Человек как и все живое может мыслить и действовать только в области жизни — в биосфере, в определенной земной оболочке, с которой он неразрывно связан и уйти из которой не может. Его существование есть ее функция». Ноосфера всецело связана с современным цивилизованным человеком и человечеством. Она возникла как высшая стадия развития биосферы. Именно разумная деятельность человека является важнейшим определяющим фактором становления и развития ноосферы.

Можно ли говорить о существовании ноосферы на современном этапе развития общества? Вопрос этот не решен. Некоторые ученые считают, что ноосфера воз-

ника вместе с первыми цивилизациями Месопотамии, Египта, Индии, Китая, существует и развивается до настоящего времени. По мнению других, ноосфера еще только находится на пути формирования, а окончательно этот процесс завершится только после перехода всего человечества к постиндустриальному обществу, что из-за неравномерности экономического развития стран вряд ли возможно в ближайшее время.

Основная цель ноосферы заключается в сохранении особой гармоничной формы биосферы, в которой человек может существовать как вид в единстве со всеми другими формами жизни. Определение ноосферы В.И. Вернадского подразумевает и перестройку «коренным образом» биосферы. Но понимать это следует не буквально, а в рамках сохранения биосферы, пригодности для жизни человека, ее гармоничности применительно к разумному человечеству. В ноосфере не останется места для глобальных экологических катастроф, конфликтов человека и природы. Некоторые ученые (в частности Н.Ф. Реймерс) выделяют два основных подхода к созданию ноосферы. Первый подход подразумевает постепенную ограниченную перестройку всей биосферы, что так или иначе приведет к ее изменению. Второй подход связан с отделением и полной изоляцией техногенной среды и максимальным сохранением существующей биосферы. Оба подхода имеют свои недостатки. Во-первых, изменение биосферы повлечет за собой серьезные непредсказуемые последствия. Идеальным было бы свести любое влияние человека на естественный ход событий в природе к нулю. Во-вторых, выделение техногенной среды в какую-то отдельную структуру приведет к тому, что нельзя будет говорить о ноосфере как о глобальной и цельной оболочке Земли. В том-то и дело, что техносфера должна естественно входить в состав биосферы, что невозможно в силу ее рукотворности, искусственности.

Для того чтобы ноосфера оформилась и развивалась на нашей планете, людям необходимо отказаться от некоторых стереотипов и осознать, что важнейшей задачей в наше время является сохранение естественного биологического разнообразия Земли и ее ландшафтов.

Несмотря на то, что во многих странах мира приняты законодательные акты об охране редких видов, изданы Красные книги, принята международная «Конвенция о биологическом разнообразии», тем не менее существует ряд проблем.

Проблемы возникают на самых различных уровнях: экономическом, юридическом, политическом, психологическом и культурно-историческом. У большинства людей на психологическом уровне (как это ни парадоксально) до сих пор нет всеобщей уверенности в том, что проблема сохранения биоразнообразия — важнейшая проблема, решить которую можно лишь избавившись от хищнически-потребительского отношения к природе, что самое большое богатство на планете — это организмы, ее населяющие. Психологически необходимо отмежеваться от *омфалоцентризма* (от греч. *Omphalos* — пупок), т.е. от уверенности некоторых людей в том, что они могут и вправе решать все глобальные вопросы за своих потомков, в том числе и вопросы «перестройки» природы. Кроме того, нужно осознать некоммерческую ценность разнообразия организмов, их бесценность. Все это препятствует оформлению и развитию ноосферы в настоящее время. Решение этих вопросов, таким образом, дело будущего.

Контрольные вопросы

Объясните значение следующих терминов:

экология, аутоэкология, синэкология, демэкология, экологический фактор, лимитирующий фактор, среда обитания, условия жизни, условия существования, живое вещество, биомасса, биоценоз, биогеоценоз, экосистема, фитоценоз, зооценоз, микробоценоз, агробиоценоз, флора, фауна, микобиота, биологическая группа, эдификатор, ассоциация, формация, биом, экотоп, экотон, экотип, зональность, поясность, местообитание, биотоп, популяция, экологическая ниша, ареал, космополит, эндемик, убиквист, реликт, фотопериодизм, симбиоз, антибиоз, кооперация, мутуализм, комменсализм, конкуренция, аменсализм, нейтрализм, аллелопатия, панмиксия, плотность популяции, рождаемость, смертность, выживаемость, стратегия популяции, круговорот веществ, цепь питания, продуцент, консумент, редуцент, сукцессия, биосфера, ноос-

фера, заповедник, заказник, национальный парк, Красная книга, система охраны природы.

Дайте ответы на вопросы:

1. Что изучает экология? Какие подходы и методы используются в экологических исследованиях?
2. Какое значение в экологии имеет моделирование? Приведите примеры экологических моделей.
3. Что такое экологический фактор? Какие экологические факторы вам известны? Приведите примеры.
4. Расскажите о закономерности «трех кардинальных точек». Какое значение имеет эта закономерность?
5. Расскажите о значении основных абиотических факторов. Приведите примеры.
6. Назовите основные биотические факторы. Расскажите о симбиотических, антибиотических и нейтральных формах взаимоотношений между организмами и их значении. Приведите примеры.
7. Дайте определение понятию популяция. Какие экологические типы популяций вам известны? Приведите примеры.
8. Расскажите о структуре и свойствах популяций, приведите примеры. Что такое стратегия популяций?
9. Что такое экосистема? В чем отличия понятий экосистема, биогеоценоз, биоценоз?
10. Как осуществляется круговорот веществ в природе? Почему в отличие от вещества энергия не циркулирует в природе, а имеет односторонний характер распространения?
11. Из каких компонентов состоят цепи питания? Какие трофические уровни вам известны?
12. В чем сущность правила экологической пирамиды? Приведите примеры.
13. Что такое сукцессия? Какие типы сукцессий вам известны?
14. Расскажите о структурной и функциональной организации биосферы. Ноосфера.
15. Какие формы охраны природы вам известны? Каково значение природоохранной системы? Приведите примеры редких, исчезающих и исчезнувших ныне видов растений и животных.

Заключение

Сейчас, на рубеже столетий, становится ясно, что ХХI в. — станет веком биологии. Тенденции развития этой науки говорят о том, что она все глубже и глубже проникает в различные сферы деятельности человека — современная медицина, промышленность, сельское хозяйство немыслимы без знания основ этой дисциплины. Сегодня биология уже не то, что она представляла собой еще какие-нибудь 50 лет назад, и темпы ее развития непрерывно растут. Период натурализма прошел, и в настоящее время одной из важнейших задач, стоящих перед теоретической биологией, является осмысление самого понятия «жизнь», вычленение живого из неживой природы, определение его качественных характеристик, выявление законов функционирования живой материи. В связи с этим качественно меняются и методологические подходы к рассмотрению жизни. Весьма перспективным в этом отношении является применение системного подхода и рассмотрение объекта изучения исходя из понятия различных уровней организации живой материи.

Авторы настоящего пособия ставили перед собой задачу показать, что все живые существа обладают набором определенных характеристик и свойств, и их жизнедеятельность протекает на основании единых общеприродных закономерностей.

Итоговые контрольные вопросы по биологии

Дайте развернутые ответы на следующие вопросы.

1. Жизнь, ее происхождение и свойства, вирусы, прокариоты и эукариоты.
2. Растительная клетка, растительные ткани.
3. Основные вегетативные органы высших растений: корень, побег (почка, стебель, лист).
4. Дыхание, фотосинтез, транспирация у растений. Сезонные явления в жизни растений.
5. Минеральное питание, транспорт неорганических и органических веществ (восходящий и нисходящий пути) у растений.
6. Первичный и вторичный рост стебля и корня; зоны корня; видоизменения корней, побегов, листьев.
7. Вегетативное размножение растений, его значение и основные типы. Биологическое и хозяйственное значение вегетативного размножения.
8. Половое размножение. Механизм двойного оплодотворения у покрытосеменных растений.
9. Строение основных генеративных органов покрытосеменных растений, их многообразие: цветок, соцветие, плод, соплодие.
10. Группа отделов водоросли: основные отделы, их краткая характеристика и жизненные циклы.
11. Мохообразные: их характеристика и жизненные циклы.
12. Папоротникообразные: их характеристика и жизненные циклы.

13. Голосеменные: их характеристика и жизненные циклы.
14. Покрытосеменные: их характеристика и жизненные циклы.
15. Развитие растительного мира Земли.
16. Вирусы — их строение и репродукция. Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ).
17. Прокариоты — строение, размножение, значение в природе и жизни человека бактерий, архебактерий и синезеленых водорослей.
18. Царство грибы: строение, отличия от растений и животных, размножение, значение.
19. Шляпочные, плесневые и дрожжевые грибы, их значение; грибы-паразиты; симбиоз грибов с растениями — микориза, лишайники.
20. Общая характеристика царства животные. Многообразие животного мира.
21. Простейшие — подцарство одноклеточных животных.
22. Тип саркомастигофоры: класс корненожки, класс жгутиконосцы.
23. Тип споровики.
24. Тип инфузории.
25. Происхождение многоклеточных.
26. Тип кишечнополостные: строение, образ жизни, размножение гидры. Медузы.
27. Тип плоские черви: систематика, строение, размножение, жизненные циклы. Свободноживущие и паразитические формы.
28. Тип круглые черви: строение, размножение, жизненные циклы.
29. Тип кольчатые черви: систематика, строение, образ жизни, размножение, значение на примере дождевого червя.
30. Тип членистоногие: общая характеристика.

31. Класс ракообразные: систематика, строение, образ жизни, размножение.
32. Класс паукообразные: систематика, строение, образ жизни, размножение.
33. Класс насекомые: систематика, строение, образ жизни, размножение.
34. Тип моллюски: строение, систематика, размножение, значение.
35. Тип хордовые: общая характеристика и происхождение.
36. Класс ланцетники: строение, размножение, развитие, образ жизни и значение.
37. Классы хрящевые и костные рыбы: строение, размножение, развитие, происхождение, образ жизни и значение представителей классов.
38. Класс земноводные: строение, размножение, развитие, происхождение, образ жизни и значение.
39. Класс пресмыкающиеся: строение, размножение, развитие, происхождение, образ жизни и значение.
40. Класс птицы: строение, размножение, развитие, происхождение, образ жизни и значение.
41. Класс млекопитающие, их значение в природе и жизни человека.
42. Основные отряды млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных, рыб.
43. Строение человеческого организма. Анатомия. Физиология. Гигиена.
44. Клетки, ткани, органы и системы органов человека. Системы регуляции. Гомеостаз.
45. Строение скелета. Костная ткань. Типы костей. Суставы. Первая помощь при ушибах, переломах, растяжениях.
46. Мышцы и их функции. Работа мышц.
47. Кровь и кровообращение. Состав крови. Группы крови. Свертывание крови.

48. Иммуитет.
49. Органы кровообращения: сосуды, сердце. Работа сердца, регуляция.
50. Дыхание. Органы дыхания. Регуляция процессов дыхания. Голосовой аппарат. Гигиена органов дыхания.
51. Органы пищеварения. Пищеварительные железы. Регуляция процессов пищеварения. Гигиена пищеварительной системы.
52. Мочевыделительная система. Регуляция работы почек.
53. Нервная система. Центральная и периферическая нервная система.
54. Условные и безусловные рефлексы. Работы И.П. Павлова.
55. Высшая нервная деятельность, сон.
56. Анализаторы.
57. Строение и функции кожи и ее производных. Ожоги и обморожения.
58. Обмен веществ: пластический и энергетический. Витамины.
59. Эндокринная система, гормоны. Половое созревание.
60. Система органов размножения.
61. Эволюционное учение. Теории Ж.-Б. Ламарка, Ч. Дарвина.
62. Вид, критерии вида.
63. Движущие силы эволюции.
64. Искусственный и естественный отбор.
65. Возникновение приспособлений. Микроэволюция. Видообразование.
66. Макроэволюция. Доказательства макроэволюции.
67. Антропогенез: основные этапы. Предки человека.
68. Геохронология: возникновение и развитие жизни на Земле, основные ароморфозы.

69. Основы цитологии. Клеточная теория.
70. Строение клетки, ее химический состав.
71. Сходство, различия строения животной и растительной клетки.
72. Обмен веществ и превращение энергии в клетке. Ферменты.
73. Фотосинтез.
74. Биосинтез белка.
75. Репликация ДНК.
76. Генетический код.
77. Деление клетки: митоз. Клеточный цикл.
78. Редукционное деление: мейоз.
79. Основные этапы гаметогенеза.
80. Основные этапы эмбрионального развития организмов (дробление зиготы, бластула, гаструла, нейрула). Закон зародышевых листков К. Бэра.
81. Законы наследственности Г. Менделя. Основные генетические понятия.
82. Цитологические основы наследственности.
83. Сцепление генов, закон Т. Моргана. Генетические карты.
84. Генетика пола. Наследование, сцепленное с полом.
85. Генетика популяций, закон Харди—Вайнберга.
86. Изменчивость, типы изменчивости. Норма реакции.
87. Селекция. Основные методы селекции растений, животных и микроорганизмов. Биотехнология.
88. Взаимодействие генов.
89. Экосистема и биогеоценоз: структура, функционирование и развитие.
90. Факториальная экология: биотические и абиотические факторы. Закономерность 3 кардинальных точек.

91. Популяционная экология. Популяции – их структура и динамика.
92. Цепи питания и правило экологической пирамиды.
93. Правило смены биогеоценозов (сукцессии).
94. Биосфера – ее структура. Работы В.И. Вернадского.
95. Биомасса, живое вещество и его функции.
96. Круговорот веществ и превращение энергии в биосфере.
97. Учение о ноосфере. Возникновение и развитие ноосферы.
98. Формы охраны природы, их значение.
99. Система охраны природы: ее структура, задачи и значение. Работа экологических организаций в нашей стране и зарубежом.
100. Красные книги. Редкие и исчезающие виды растений, грибов и животных, меры по их охране.

Тест по биологии

Выберите по одному правильному ответу на каждый вопрос

1. В жизненном цикле мохообразных преобладает ... поколение
 - А. Гаплоидное
 - Б. Диплоидное
 - В. Триплоидное
 - Г. Тетраплоидное
2. Гаметофит папоротникообразных называется:
 - А. Спорогон
 - Б. Заросток
 - В. Протонема
 - Г. Археогоний
3. Плод боярышника
 - А. Ягода
 - Б. Коробочка
 - В. Яблоко
 - Г. Костянка
4. На шельфе на глубинах свыше 150 м поселяются водоросли
 - А. Зеленые
 - Б. Бурые
 - В. Желто-зеленые
 - Г. Красные
5. Воздухоносные корни (пневматофоры) характерны для
 - А. Можжевельника казацкого
 - Б. Ясеня высокого
 - В. Мамонтова дерева
 - Г. Кипариса болотного

6. Образование спор полового размножения не характерно для грибов
 - А. Базидиомицетов
 - Б. Аскомицетов (сумчатых)
 - В. Несовершенных грибов
7. В центральном цилиндре корня отсутствует ткань
 - А. Ксилема
 - Б. Флоэма
 - В. Перицикл
 - Г. Ризодерма
8. Разноспоровыми растениями являются
 - А. Мохообразные
 - Б. Хвоцеобразные
 - В. Голосеменные
 - Г. Зеленые водоросли
9. Питательная ткань семени покрытосеменных развивается из клеток
 - А. Синергид
 - Б. Яйцеклетки
 - В. Антипод
 - Г. Центральной (двухъядерной)
10. Неравномерный рост верхней и нижней поверхности молодого листа и образование «улитки» характерны для
 - А. Пихты
 - Б. Вельвичии удивительной
 - В. Папоротника орляка
 - Г. Магнолии крупноцветковой
11. К семейству пасленовых не принадлежит
 - А. Белокудренник
 - Б. Белена
 - В. Дурман
 - Г. Баклажан
12. Для ягеля характерно ... слоевище
 - А. Накипное
 - Б. Листоватое

- В. Кустистое
13. Дихотомическое (вильчатое) ветвление свойственно
- А. Псилофитам
 - Б. Голосеменным
 - В. Покрытосеменным
14. Хирофтерофильным (опыляемым летучими мышами) растением является
- А. Баобаб пальчатый
 - Б. Дуб яванский
 - В. Инжир
 - Г. Ананас съедобный
15. Дыхательный центр располагается в
- А. Продолговатом мозге
 - Б. Мозжечке
 - В. Промежуточном мозге
16. При введении сыворотки, богатой антителами, развивается
- А. Врожденный естественный иммунитет
 - Б. Приобретенный естественный иммунитет
 - В. Искусственный активный иммунитет
 - Г. Искусственный пассивный иммунитет
17. К кожным железам не относится
- А. Потовая
 - Б. Сальная
 - В. Слюнная
18. Подкожная жировая клетчатка примыкает к
- А. Эпидермису
 - Б. Дерме
 - В. Эндотелию
19. Центр теплоотдачи расположен в
- А. Мозжечке
 - Б. Переднем мозге
 - В. Продолговатом мозге
 - Г. Гипоталамусе
20. Обратное всасывание в нефроне происходит в
- А. Мальпигиевом клубочке

- Б. Петле Генле
 - В. Капсуле Боумена—Шумлянського
 - Г. Собирающей трубке
21. Давление в капсуле Боумена—Шумлянського по сравнению с давлением в капиллярах клубочка
- А. Больше
 - Б. Меньше
 - В. Равно
22. Развитие отвлеченного мышления у человека возможно благодаря
- А. Первой сигнальной системе
 - Б. Второй сигнальной системе
23. Быстрые движения глаз характерны для фазы...сна
- А. Быстроволновой
 - Б. Медленноволновой
 - В. Дремоты
24. Прозрачная передняя сторона белочной оболочки глаза называется
- А. Конъюнктивой
 - Б. Хрусталиком
 - В. Роговицей
25. Вещество, заполняющее основной объем глаза
- А. Водянистая влага
 - Б. Хрусталик
 - В. Стекловидное тело
26. Наиболее чувствительный участок сетчатки глаза
- А. Слепое пятно
 - Б. Желтое пятно
27. Рефлекторный механизм фокусировки света на сетчатке
- А. Адаптация
 - Б. Аккомодация
 - В. Координация
28. Полость внутреннего уха заполнена
- А. Лимфой
 - Б. Кровью

- В. Тканевой жидкостью
Г. Газом
29. Ощущение сладкого вкуса воспринимается рецепторами, расположенными
- На кончике языка
 - На корне языка
 - По бокам языка
30. К современным людям относят
- австралопитека
 - неандертальца
 - кроманьонца
 - синантропа
31. При генотипе особи $AAbb$ число возможных гамет при отсутствии мутаций
- один
 - два
 - три
 - четыре
32. Поворот участка хромосомы на 180° – это мутация
- генная
 - хромосомная
 - геномная
 - точечная
33. При скрещивании черного кролика (Aa) с черным (AA) в F_1 получится кроликов
- 100% черных
 - 75% черных и 25% белых
 - 25% черных и 75% белых
 - 50% черных и 50% белых
34. Не имеют оформленного ядра клетки
- гриба аспергилла
 - хламидомонады
 - пневмококка
 - хлореллы

35. Сложный четырехкамерный желудок имеют млекопитающие
- насекомоядные
 - хищные
 - рукокрылые
 - жвачные копытные
36. Кодону АУГ на тРНК соответствует на тРНК антикодон
- ГУА
 - УТЦ
 - УАЦ
 - ТЦГ
37. В пищевой цепи, состоящей из организмов: а) гусеницы, б) совы, в) синицы, г) жука, д) дуба, е) сапрофитных бактерий, продуцентами являются
- д
 - е
 - б
 - г
38. Нервная система человека формируется из зародышевого листка
- энтодермы
 - эктодермы
 - мезодермы
39. В клетках печени человека, больного малярией, происходит
- Множественное деление паразита
 - Образование гамет
 - Слияние гамет
40. Макронуклеус инфузории-туфельки имеет.... набор хромосом
- Гаплоидный
 - Диплоидный
 - Полиплоидный
41. У медузы в отличие от полипа имеется
- Внутренний скелет

- Б. Энтодерма
 - В. Эктодерма
 - Г. Органы экзолокации
42. Кожно-мускульный мешок планарии образован
- А. Паренхимной тканью
 - Б. Эпителием
 - В. Мышечной тканью
 - Г. Мышечной тканью и эпителием
43. Финна бычьего цепня образуется при попадании онкосферы в
- А. Внешнюю среду
 - Б. Мышечную ткань и внутренние органы человека
 - В. Мышечную ткань и внутренние органы коров
44. Какова последовательность отделов пищеварительной системы дождевого червя: 1) рот, 2) пищевод, 3) глотка, 4) желудок, 5) зоб, 6) кишечник
- А. 1,2,3,4,5,6
 - Б. 1,3,2,5,4,6
 - В. 2,1,3,4,6,5
45. У брюхоногих моллюсков почек
- А. Одна
 - Б. Две
 - В. Отсутствуют
46. У паука ...пар ходильных конечностей
- А. 3
 - Б. 4
 - В. 5
 - Г. 8
47. К отряду перепончатокрылых не принадлежат
- А. Муравьи
 - Б. Осы
 - Г. Наездники
 - Г. Мухи
48. Выделительная система ланцетника представлена
- А. Выделительными трубочками

- Б. Парой почек
 - В. Одинарной почкой
49. Функции плавательного пузыря у рыб
- А. Выделение
 - В. Кровотворение
 - Г. Регуляция удельного веса
50. Сердце у крокодилов ... камерное
- А. Двух
 - Б. Трех
 - В. Одно
 - Г. Четырех
51. К выводковым птицам относятся
- А. Фазановые
 - Б. Совы
 - В. Воробьиные
 - Г. Попугаи
52. К отряду непарнокопытных относятся
- А. Гиопотамы
 - Б. Антилопы
 - В. Тапиры
 - Г. Слоны
53. Ароморфозом является
- А. Длинный язык у панголина
 - Б. Яркая окраска оперения у райских птиц
 - В. Отсутствие хвоста у жаб
 - Г. Возникновение эукариотической клетки
54. В Красную книгу Российской Федерации занесен
- А. Лютик ползучий
 - Б. Венерин башмачок
 - В. Тростник обыкновенный
 - Г. Клевер луговой
55. Третий трофический уровень в экосистемах океана занимают
- А. Диатомовые водоросли
 - Б. Растительноядные рыбы
 - В. Морские звезды

Г. Бактерии-редуценты

56. Первые наземные растения – псилофиты появились в ... эре

- А. Мезозойской
- Б. Архейской
- В. Кайнозойской
- Г. Палеозойской

57. По пищевой цепи с одного трофического уровня на другой переходит... энергии

- А. 1%
- Б. 10%
- В. 30%
- Г. 70%

58. К хищным мезозойским ящерам относятся

- А. Бронтозавры
- Б. Диплодоки
- В. Тарбозавры
- Г. Стегозавры

59. В постэмбриональном развитии животных может происходить

- А. Дробление
- Б. Нейруляция
- В. Гастрюляция
- Г. Метаморфоз

60. К нерегулярным типам полового размножения не относится

- А. Гиногенез
- Б. Апомиксис
- В. Партеогенез
- Г. Собственно сингамия

61. В каком случае дрейф генов имеет наибольшее значение

- А. Популяция насекомых в лесу
- Б. Популяция насекомых на лугу
- В. Популяция насекомых в агроценозе

Г. Популяция насекомых в агроценозе, обработанном инсектицидами

62. Синдром Дауна – это

- А. Нуллисомия по 20-й паре хромосом
- Б. Трисомия по 21-й паре хромосом
- В. Трисомия по 18-й паре хромосом
- Г. Полисомия по X-половым хромосомам

63. Приверженцем гипотезы стационарного состояния жизни был

- А. Дж. Холдейн
- Б. А.И. Опарин
- В. С. Миллер
- Г. В.И. Вернадский

64. Пептидная связь в молекуле белка возникает между

- А. Радикалами аминокислот
- Б. Радикалом одной аминокислоты и карбоксильной группой другой
- В. Карбоксильной группой одной аминокислоты и аминогруппой другой
- Г. Аминогруппой одной аминокислоты и радикалом другой

65. Возбудителем туберкулеза является

- А. Палочка Коха
- Б. Палочка Ганзена
- В. Стрептококк
- Г. Стафилококк

66. Трансмембранный транспорт веществ с участием молекул-переносчиков – это

- А. Простая диффузия
- Б. Облегченная диффузия (пассивный транспорт)
- В. Эндо- и экзоцитоз
- Г. Активный транспорт

67. В состав рибосом входит

- А. м-РНК и белок
- Б. т-РНК и белок

В. р-РНК и белок

Г. ДНК и белок

68. При анализирующем скрещивании серой длиннокрылой гетерозиготной дрозофилы из F1 с черной короткокрылой гомозиготой родительской линии Р в потомстве 41,5% особей имели серое тело и длинные крылья, 41,5% — черное тело и короткие крылья и по 8,5% особей имели смешанные признаки (серое тело и короткие крылья; черное тело и длинные крылья). Какой исследователь впервые получил и объяснил эти результаты?

А. Г. де Фриз

Б. Г. Мендель

В. А. Вейсман

Г. Т. Морган

69 В биосфере не циркулирует

А. Азот

Б. Фосфор

В. Кислород

Г. Энергия

70. Грызуний ротовой аппарат характерен для

А. Бабочки-крапивницы

Б. Комара-дергуна

В. Степной дыбки

Г. Мясной мухи

71. Непарноперистосложные листья характерны для

А. Робинии ложноакациевой

Б. Клевера

В. Люпина

Г. Конского каштана

72. Рудиментом у полосатиковых китов является

А. Тазовые кости

Б. Плавники

В. Китовый ус

Г. Подкожный слой жира

73. Аналогичными органами являются глаза ...

А. Осьминога и каракатицы

Б. Осьминога и карпа

В. Карпа и тритона

Г. Тритона и жабы

74. Парниковый эффект связан с

А. Повышением концентрации углекислого газа в атмосфере

Б. Повышением солнечной активности

В. Повышением температуры земных недр

Г. Понижением концентрации азота в атмосфере

75. Первую теорию эволюции на научной основе предложил

А. Ч. Дарвин

Б. А. Уолес

В. Т. Гексли

Г. Ж.-Б. Ламарк

76. Вымершим ныне видом млекопитающих является

А. Зебу

Б. Тарпан

В. Окапи

Г. Белый носорог

77. Отличительная особенность режима заповедников в сравнении с другими формами охраняемых территорий

А. Ограниченное использование природных ресурсов

Б. Полное недопущение использования природных ресурсов и посещения туристами

В. Охрана редких и исчезающих видов

Г. Возможность ограниченного посещения туристами

78. Согласно теории Ж.-Б. Ламарка, основной движущей силой эволюции является

А. Внутреннее сверхъестественное стремление живых организмов к самосовершенствованию

Б. Упражнение или неупражнение органов

- В. Естественный отбор
Д. Борьба за существование
79. Какие из перечисленных организмов являются переходными формами
- Птерозавры
 - Семенные папоротники
 - Лепидодендроны
 - Ископаемые броненосцы
80. Термин «двойное оплодотворение» у цветковых растений является неудачным, так как
- Не происходит собственно оплодотворения
 - Зародыш семени развивается не из яйцеклетки
 - Один спермий оплодотворяет яйцеклетку, а другой сливается с не половой центральной клеткой
 - Принимает участие только один спермий, а второй погибает
81. Согласно теореме исключения Г.Ф. Гаузе, в одной и той же местности не могут сосуществовать
- Серая и черная крысы
 - Усатая синица и щегол
 - Наездник и бражник
 - Муравьед и термиты
82. Формуле $00\alpha\beta$ соответствует группа крови
- I
 - II
 - III
 - IV
83. Моносомия по X-половой хромосоме у женщин — это
- Синдром Клайнфельтера
 - Синдром Патау
 - Синдром Эдвардса
 - Синдром Шерешевского—Тернера
84. Перенос фрагмента ДНК от одной бактерии к другой с помощью бактериофага — это
- Конъюгация

- Трансдукция
 - Транскрипция
 - Трансформация
85. Название какой систематической единицы состоит из двух слов
- Класса
 - Семейства
 - Рода
 - Вида
86. В отличие от других форм живых организмов у вирусов отсутствует
- Размножение
 - Обмен веществ
 - Наследственность
 - Изменчивость
87. Атавизмом у человека является:
- Остаток третьего века в углах глаз
 - Жаберные карманы у зародышей
 - Дарвинов отросток на ушной раковине
 - Червеобразный отросток слепой кишки (аппендикс)
88. Вирусную природу имеет
- Холера
 - Оспа
 - Тиф
 - Чума
89. Конъюгация хромосом и кроссинговер происходят в... мейоза
- Профазе 1
 - Профазе 2
 - Метафазе 1
 - Метафазе 2
90. Первое мейотическое деление сперматозоидов первого порядка происходит в период...
- Размножения
 - Роста

- В. Созревания
Г. Формирования сперматозоидов
91. Поглощение кванта света пигментами происходит на ... этапе фотосинтеза
А. Фотофизическом
Б. Фотохимическом
В. Ферментативном
92. При расщеплении в процессе клеточного дыхания 1 молекулы глюкозы суммарно образуется
А. 4 АТФ
Б. 36 АТФ
В. 38 АТФ
Г. 42 АТФ
93. Согласно учению Н.И. Вавилова, центр происхождения капусты расположен в
А. Малой Азии
Б. Южной Азии
В. Восточной Азии
Г. Средиземноморье
94. Живые организмы заселяют всю толщу ... Земли
А. Литосферы
Б. Атмосферы
В. Ионосферы
Г. Гидросферы
95. К реакциям матричного синтеза относится
А. Транскрипция
Б. Синтез углеводов
В. Синтез липидов
Г. Фотосинтез
96. Пояс нижних конечностей человека образован
А. Бедренными костями
Б. Малой и большой берцовыми костями
В. Тазовыми костями
Г. Поясничными позвонками
97. При первичной продукции биогеоценоза 9000 кДж

- на 1 кв. м в год на уровень консументов 1-го порядка переходит ... энергии
А. 9 кДж
Б. 90 кДж
В. 900 кДж
Г. 4500 кДж
98. Комолость (отсутствие рогов) у самок оленей является признаком
А. Обязательно гомозиготным
Б. Обязательно гетерозиготным
В. Сцепленным с полом
Г. Ограниченным полом
99. Хозяйственно важный признак имеет коэффициент наследуемости 15%. Отбор целесообразно проводить по
А. Генотипу
Б. Фенотипу
В. Нецелесообразно вообще
100. Живой организм получает энергию за счет окисления неорганических веществ, а тело свое строит из углекислого газа. Он является
А. Фотоавтотрофом
Б. Фотогетеротрофом
В. Хемоавтотрофом
Г. Хемогетеротрофом

Задачи и задания по общей биологии

1. У крыс имеются два аллеля, определяющие окраску шерсти (чёрную или белую) и два аллеля, определяющих длину хвоста (длинный или короткий). При скрещивании гомозиготы с чёрной шерстью и длинным хвостом, с гомозиготой с белой шерстью и коротким хвостом у всех потомков в F1 шерсть была чёрной и хвост длинным. Каким будет соотношение фенотипов в F2?
2. У здоровых родителей родился мальчик, больной гемофилией. Каковы генотипы родителей? Каковы возможные генотипы других детей в этой семье?
3. При скрещивании растений петунии с алыми и белыми цветками в F1 все гибриды имели розовые цветки. Объясните результаты скрещивания. Какие генотипы имели родительские особи? Каким будет соотношение генотипов и фенотипов в F2?
4. При скрещивании кроликов с белой окраской шерсти в F1 все потомки имели коричневую окраску. В поколении F2 наблюдалось расщепление по фенотипу в соотношении 9 : 7. Объясните полученные результаты. Какие генотипы имели родители и потомки из двух поколений?
5. В последовательности ДНК ... ААГ ЦТА ТТА ... (показано по триплетам) произошла мутация — замена подчеркнутого Т на Г. К каким последствиям в молекуле белка это приведет?
6. В последовательности ДНК ... ААГ ГАЦ ТТА ... (показано по триплетам) произошла двойная мутация

- замена подчеркнутого Г на А, а Ц на Т. К каким последствиям в молекуле белка это приведет?
7. В последовательности ДНК ... ТАЦ АГЦ ЦЦЦ... (показано по триплетам) произошла мутация — замена подчеркнутого Г на Т. К каким последствиям в молекуле белка это приведет?
 8. Напишите первый триплет любой мРНК эукариот, с которой происходит трансляция.
 9. У человека в процессе клеточного дыхания произошло ингибирование (подавление активности) фермента цитратсинтазы, который работает на втором этапе клеточного дыхания. К каким последствиям это приведет?
 10. У человека в процессе клеточного дыхания произошло ингибирование (подавление активности) фермента фосфофруктокиназа, который работает на первом этапе клеточного дыхания. К каким последствиям это приведет?
 11. Скрестили два гомозиготных растения горошка со сложными листьями, причем признак определяется 1 геном. У одного родителя сложный лист состоит из 15 простых листочков (доминантный признак), у второго — из 9 (рецессивный). Во втором поколении получено 40 особей. Определите их фенотипы, генотипы и количество соответствующих особей.
 12. Скрестили двух кроликов : мать — окраска рыжая, длина уха 15 см; отец — окраска черная, длина уха — 5 см. Каждый признак определяется одним геном; гены не сцеплены. Рыжая окраска доминантна, также доминантно длинное ухо. Оба родителя гомозиготны по каждой паре признаков. Во втором поколении получено 32 потомка. Определите фенотипы и количество особей с разными фенотипами.
 13. Проведено анализирующее скрещивание рачков дафний. Мать рецессивна и гомозиготна. В F1 получено

- 10 особей с ресничками по краю панциря (доминантный признак), еще у 10 этих ресничек нет. Определите генотип и фенотип отца.
14. Ученых интересовали два признака: активность фермента щелочной фосфатазы и фермента аланин-трансаминазы (АлТ). Активность каждого фермента может быть нормальной (доминантный признак) или низкой. Скрестили двух крыс: мать доминантна по обоим признакам, отец рецессивен. У потомков F1 активность обоих ферментов была нормальной, а в F2 из 24 потомков у 18 активность обоих ферментов была нормальной, а у 6 — активность обоих ферментов была низкой. Как можно объяснить полученные результаты?
15. При скрещивании гомозиготных песцов: черноглазой матери (доминантный признак) и кареглазого отца (рецессив) в F1 появились голубоглазые дети. В F2 из 28 потомков 7 были черноглазыми, 7 кареглазыми и 14 голубоглазыми. Определите тип взаимодействия генов, если известно, что за цвет глаз отвечает 1 ген.
16. Исследовали признак яйценоскости у кур, который определяется одним геном. Яйценосность матери составила 6 яиц в кладке. Во втором поколении из 16 потомков давать 6 яиц в кладке были способны только 8. Исходя из статистических закономерностей, объясните полученный результат.
17. Изучали форму крыла у майского жука. Обнаружены четыре формы: эллиптическая, иззубреная, кипжаловидная и округлая. Известно, что этот признак обусловлен комбинативным взаимодействием двух неаллельных генов. Скрестили дигомозиготных особей с двумя формами крыла: эллиптической и округлой. У всех потомков F1 крылья были кипжаловидными. Напишите, сколько потомков в F2 имело ту или иную форму крыла, если всего в F2 было 64 особи.

18. Каков тип взаимодействия генов, если скрестили гомозиготных белых родителей, все потомки которых в F1 были черными, а из 48 особей F2 черными были всего 27.
19. У светлячков способность к свечению обусловлена работой фермента люциферазы, которая кодируется одним геном. В то же время, другой ген кодирует белок, который полностью ингибирует (подавляет) этот фермент. Скрестили гомозиготных родителей, которые были не способны к свечению; равно как и их потомки в F1. В F2 из 80 особей 15 неожиданно начали светиться. Объясните полученный результат и опишите генотипы всех особей от P по F2 включительно.
20. Скрестили гомозиготных родителей с такими фенотипами: мать с черной шерстью (доминантный признак) и коричневыми глазами (рецессивный), отец с белой шерстью и черными глазами. Все потомки в F1 были черноглазыми с черной шерстью. В F2 были получены такие результаты: 18 черноглазых с черной шерстью, 6 черноглазых с белой шерстью и 6 кареглазых с черной шерстью. Почему?

Ответы на тестовые задания

1А	26Б	51А	76Б
2Б	27Б	52В	77Б
3В	28В	53Г	78А
4Г	29А	54Б	79Б
5Г	30В	55В	80В
6В	31А	56Г	81А
7Г	32Б	57Б	82А
8В	33А	58В	83Г
9Г	34В	59Г	84Б
10В	35Г	60Г	85Г
11А	36В	61Г	86Б
12В	37А	62Б	87В
13А	38В	63Г	88Б
14А	39А	64В	89А
15А	40В	65А	90В
16Г	41Г	66Б	91А
17В	42Г	67В	92Б
18Б	43В	68Г	93Г
19Г	44Б	69Г	94Г
20Б	45А	70В	95А
21В	46Б	71А	96В
22Б	47Г	72А	97В
23А	48А	73Б	98Г
24В	49Г	74А	99Б
25В	50Г	75Г	100В

Ответы на задачи

1. Дигибридное скрещивание. Расщепление по фенотипу будет следующим: 9 – с черным телом и длинным хвостом, 3 – с черным телом и коротким хвостом, 3 – белых и длиннохвостых и 1 – белых и короткохвостых.

2. Мать являлась носителем гена гемофилии в рецессивной форме, у отца ген был представлен в доминантной форме. Среди потомков мужского пола вероятность рождения больного ребенка составляет 50%. Среди потомков женского пола – все девочки здоровы, но вероятность рождения девочки-носителя составляет 50%.
3. Промежуточное наследование признака. Родительские особи – гомозиготны (АА и аа), в F₂ – расщепление по фенотипу и генотипу одинаково: 1:2:1.
4. Комплементарное взаимодействие генов. Генотипы родителей – ааВВ и ААbb, генотипы гибридов F₁ – АаBb, генотипы F₂ – 9А_В_ : 3 ааВ_ : 3 А_bb : 1 aabb.
5. Замена аспарагиновой кислоты (кодон ГАУ в мРНК) на аланин (триплет ЦГА, кодон ГЦУ в мРНК). Последствия могут быть очень серьезными, поскольку заряженная аминокислота заменяется на неполярную и возможны изменения конформации белка.
6. Ни к каким. Новый триплет (ААТ) также кодирует аминокислоту лейцин (кодон УУА мРНК).
7. Новый триплет АТЦ соответствует стоп-кодону мРНК (УАГ), поэтому трансляция будет прекращена на этом кодоне раньше срока, а синтезированный белок будет короче нормального. Последствия могут быть весьма плачевными.
8. АУГ, поскольку первой аминокислотой любого белка эукариот всегда является метионин.
9. Поскольку фермент ингибирован, цепь реакций второго этапа клеточного дыхания будет заблокирована и клетке придется «ограничиться» первым этапом и перейти на гликолиз. Последствие — нехватка энергии в клетке.
10. Будет заблокирована вся цепь реакций клеточного дыхания, поэтому образования энергии происходить не будет и клетка погибнет.

11. 10 особей с 9 листочками (генотип aa), 30 — с 15 листочками, из них 10 — с генотипом AA и 20 — с генотипом Aa.
12. 18 рыжих с длиной уха 15 см, 6 рыжих с коротким ухом (5 см), 6 черных с длинным ухом и 2 черных короткоухих.
13. Гетерозигота Aa с ресничками по краю панциря.
14. Гены сцеплены в одной хромосоме.
15. Неполное доминирование аллельных генов.
16. Ограниченный полем признак, такой результат возможен при одинаковой вероятности рождения самцов и самок, поэтому из 16 особей в F2 было всего 8 самок, у которых и проявился этот признак.
17. 36 с кинжаловидным крылом, по 12 — с эллиптическим и округлым крыльями и 4 с иззубренным.
18. Комплементарное взаимодействие неаллельных генов.
19. Гены взаимодействуют по принципу эпистаза. Родители AABV x aabb (ген A кодирует фермент люциферазу, ген B — белок-ингибитор); F1 — AaBb; F2 — несветящиеся : 45 A-B-, 15 aaB-, 15 aabb; светящиеся AAbb.
20. Двойная рецессивная гомозигота (кареглазый с белой шерстью) летальна и 2 особи с таким генотипом погибли; хотя имеет место менделевское дигибридное скрещивание с независимым наследованием признаков.

Литература

1. Аллен Р.Д. Наука о жизни. М., 1981.
2. Балахонов А.В. Ошибки развития Л., 1990.
3. Биологический энциклопедический словарь. М., 1986.
4. Блум Ф., Лайзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум и поведение. М., 1988.
5. Богданова Т.Л. Общая биология в терминах и понятиях. М., 1988.
6. Вилли К., Детье В. Биология. М., 1975.
7. Воронцов Н.Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М., 1984.
8. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999.
9. Де Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. М., 1987.
10. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М., 1987.
11. Жизнь животных. В 7 т. М., 1987—1989.
12. Жизнь растений. В 6 т. М., 1974—1982.
13. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. М., 1988.
14. Николов Т. Долгий путь жизни. М., 1986.
15. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. В 2 т. М., 1990.
16. Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. М., 1988.
17. Сапин М.Р., Билич Г.Л. Анатомия человека. М., 1989.
18. Симонеску К., Денеш Ф. Происхождение жизни (химические теории). М., 1986.
19. Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология. М., 1989.
20. Шлегель Г. Общая микробиология. М., 1987.
21. Экологические очерки о природе и человеке / Ред. Б. Гржимек. М., 1988.

Содержание

От авторов	3
------------------	---

Раздел 1 Общая биология

Глава 1. Введение в биологию	4
1.1. Предмет и задачи биологии	4
1.2. Свойства живой материи	9
1.3. Происхождение жизни	14
Контрольные вопросы	20
Глава 2. Химический состав живых организмов.	
Метаболизм	21
2.1. Элементный состав	21
2.2. Неорганические вещества	22
2.2.1. Вода	22
2.2.2. Минеральные соли	25
2.3. Органические вещества	25
2.3.1. Липиды	25
2.3.2. Углеводы	28
2.3.3. Белки	32
2.3.4. Нуклеиновые кислоты	39
2.4. Обмен веществ и превращение энергии	48
2.4.1. Клеточное дыхание	53
2.4.2. Фотосинтез	56
2.4.3. Экспрессия генов (транскрипция и синтез белка)	61
Контрольные вопросы	68
Глава 3. Клеточное строение	69
3.1. Клеточная теория	69
3.2. Клеточные мембраны	71
3.3. Цитоплазма и ее органеллы	73
3.3.1. Основные органеллы клеток	73
3.3.2. Структуры, свойственные растительным клеткам	77

3.4. Ядро	78
3.5. Прокариотические клетки	80
3.6. Жизненный цикл клетки	81
3.7. Специализация клеток и организация их в ткани ..	84
3.7.1. Ткани растений	84
3.7.2. Ткани животных	87
Контрольные вопросы	94
Глава 4. Размножение и индивидуальное развитие организмов	96
4.1. Бесполое размножение	98
4.2. Половое размножение	103
4.2.1. Половые клетки	104
4.2.2. Гаметогенез и мейоз	108
4.2.3. Оплодотворение	117
4.2.4. Нерегулярные типы полового размножения	118
4.2.5. Дробление зиготы и гаструляция	119
4.2.6. Органогенез у хордовых животных	123
4.2.7. Постэмбриональное развитие	126
Контрольные вопросы	127
Глава 5. Наследственность и изменчивость	128
5.1. Предмет генетики	128
5.2. Материальные основы наследственности	129
5.3. Закономерности наследования	131
5.3.1. Менделевская генетика	131
5.3.2. Сцепление генов	138
5.3.3. Взаимодействие генов	141
5.3.4. Внеядерное наследование	143
5.4. Изменчивость	143
5.4.1. Модификационная изменчивость	143
5.4.2. Генотипическая изменчивость	144
5.5. Генетика пола	149
5.6. Генетика человека	153
5.7. Генетика популяций	155
5.8. Генетика и селекция	159
Контрольные вопросы	164
Глава 6. Эволюция	165
6.1. Развитие взглядов	165

6.2. Микроэволюция	168
6.2.1. Элементарные факторы эволюции	169
6.2.2. Видообразование	173
6.3. Макроэволюция	175
6.4. Развитие органического мира	176
6.5. Возникновение человека	185
Контрольные вопросы	187

Раздел 2

Многообразие живых организмов

Глава 7. Вирусы, бактерии, грибы, растения	189
7.1. Вирусы	191
7.2. Бактерии	194
7.3. Грибы	205
7.3.1. Общая характеристика царства	205
7.3.2. Морфология грибов	207
7.3.3. Размножение грибов	209
7.3.4. Систематика грибов	210
7.3.5. Значение грибов в жизни человека	212
7.4. Растения	214
7.4.1. Общая характеристика царства	214
7.4.2. Группа отделов водоросли	217
7.4.3. Лишайники	228
7.4.4. Общая характеристика высших растений	231
7.4.5. Корень	232
7.4.6. Стебель	235
7.4.7. Лист	238
7.4.8. Размножение высших растений	239
7.4.9. Отдел моховидные	242
7.4.10. Отдел плауновидные	250
7.4.11. Отдел хвощевидные	255
7.4.12. Отдел папоротниковидные	258
7.4.13. Отдел голосеменные	262
7.4.14. Отдел цветковые	271
7.4.15. Особенности размножения и жизненный цикл цветковых. Двойное оплодотворение	285
7.4.16. Характеристика классов и семейств цветковых растений	292
Контрольные вопросы	302

Глава 8. Животные	305
8.1. Общая характеристика царства	305
8.2. Простейшие (общая характеристика)	307
8.3. Тип саркомастигофоры	308
8.3.1. Класс корненожки	309
8.3.2. Класс растительные жгутиконосцы	310
8.4. Тип споровики	312
8.5. Тип инфузории	313
8.6. Тип кишечнополостные	315
8.6.1. Общая характеристика	315
8.6.2. Класс гидроидные	316
8.7. Тип плоские черви	317
8.7.1. Общая характеристика	317
8.7.2. Класс ресничные черви	319
8.7.3. Класс ленточные черви	323
8.8. Тип круглые черви	327
8.8.1. Общая характеристика	327
8.8.2. Класс собственно круглые черви (нематоды)	328
8.9. Тип кольчатые черви, или аннелиды	332
8.9.1. Общая характеристика	332
8.9.2. Класс малощетинковые	332
8.10. Тип моллюски, или мягкотелые	338
8.10.1. Общая характеристика	338
8.10.2. Класс брюхоногие	340
8.10.3. Класс двусторчатые	344
8.11. Тип членистоногие	346
8.11.1. Общая характеристика типа	346
8.11.2. Класс ракообразные	349
8.11.3. Класс паукообразные	352
8.11.4. Класс насекомые	356
8.12. Тип хордовые	362
8.12.1. Общая характеристика типа	362
8.12.2. Класс ланцетники	364
8.12.3. Класс хрящевые рыбы	367
8.12.4. Класс костные рыбы	372
8.12.5. Класс земноводные (амфибии)	378
8.12.6. Класс пресмыкающиеся, или рептилии	385
8.12.7. Класс птицы	390
8.12.8. Класс млекопитающие, или звери	401
Контрольные вопросы	409

Глава. 9. Человек	412
9.1. Опорно-двигательная система	412
9.1.1. Скелет	412
9.1.2. Строение костей	415
9.1.3. Соединение костей	417
9.1.4. Мышцы	417
9.2. Кровеносная система	421
9.2.1. Плазма крови	421
9.2.2. Форменные элементы крови	423
9.2.3. Остановка кровотечения (гемостаз)	425
9.2.4. Иммуитет	427
9.2.5. Группы крови	429
9.2.6. Кровообращение	432
9.2.7. Сердце	432
9.2.8. Кровеносные сосуды	437
9.2.9. Лимфа	440
9.3. Дыхательная система	441
9.3.1. Органы дыхания. Динамика процессов	442
9.3.2. Регуляция дыхания	446
9.4. Пищеварительная система	448
9.4.1. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта	450
9.4.2. Всасывание	456
9.5. Обмен веществ	458
9.5.1. Белки	459
9.5.2. Жиры	460
9.5.3. Углеводы	460
9.5.4. Витамины	461
9.6. Выделение	467
9.6.1. Почки	467
9.7. Кожа	471
9.8. Эндокринная система	473
9.8.1. Щитовидная железа	475
9.8.2. Паращитовидные (околощитовидные) железы	476
9.8.3. Тимус (вилочковая, или зубная железа)	477
9.8.4. Эпифиз (шишковидная железа)	477
9.8.5. Надпочечники	477
9.8.6. Поджелудочная железа	479
9.8.7. Половые железы	480
9.8.8. Гипофиз	480

9.8.9. Почки и печень	481
9.8.10. Желудочно-кишечный тракт	481
9.9. Половая система	482
9.9.1. Мужские половые органы	483
9.9.2. Женские половые органы	484
9.9.3. Беременность и роды	486
9.10. Нервная система	487
9.10.1. Спинной мозг	488
9.10.2. Головной мозг	489
9.10.3. Сон	495
9.10.4. Рефлексы	497
9.10.5. Особенности высшей нервной деятельности человека	501
9.10.6. Вегетативная нервная система	503
9.10.4. Анализаторы	505
<i>Контрольные вопросы</i>	510

Раздел 3 Сообщества

Глава 10. От организма к биогеоценозу	513
10.1. Предмет экология	513
10.2. Методы экологических исследований	515
10.3. Основные экологические понятия и термины	521
10.4. Факториальная экология	528
10.4.1. Закономерности воздействия экологических факторов на организм	528
10.4.2. Свет как экологический фактор	532
10.4.3. Температура как экологический фактор	534
10.4.4. Вода как экологический фактор	536
10.5. Взаимоотношения между организмами	537
10.6. Популяционная экология	541
10.7. Экология экосистем	550
10.7.1. Типы питания	550
10.7.2. Поток энергии и круговорот веществ в природе	552
10.7.3. Цепи питания (пищевые цепи). Правило экологической пирамиды	553
10.7.4. Смена биогеоценозов	554

10.8. Основы учения о биосфере	556
10.9. Биология охраны природы	558
10.10. Ноосфера	563
Контрольные вопросы	565
Заклучение	567
Итоговые контрольные вопросы по биологии	568
Тест по биологии	574
Задачи и задания по общей биологии	590
Литература	597

Павлов Иван Юрьевич,
Вахненко Дмитрий Валерьевич,
Москвичев Дмитрий Валентинович

БИОЛОГИЯ

Пособие-репетитор для поступающих в вузы

Ответственный редактор *И. Жиликов*
Художник *А. Малахов*

Корректоры: *О. Милованова, Н. Передистый*

Подписано в печать 14.12.04.
Формат 84×108/32. Бум. тип №2.
Гарнитура CG Times. Печать высокая. Усл. п. л. 31,9.
Тираж 5000 экз. Зак. № 17.

Издательство «Феникс»
344082, г. Ростов-на-Дону, пер. Халтуринский, 80
Отпечатано с готовых диапозитивов в ЗАО «Книга»
344019, г. Ростов-на-Дону, ул. Советская, 57